(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Die Keimblätterentwicklung von Cyclops viridis Jurine.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Karl Fuchs
aus Hornberg.

Freiburg i. Br. 1914.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Die Keimblätterentwicklung von Cyclops viridis Jurine.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Karl Fuchs
aus Hornberg.

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

Freiburg i. Br. 1914.

Dekan: Prof. Dr. Gattermann.

Referent: Prof. Dr. Doflein.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern. Bd. 38. Abt. f. Anatomie. Heft 1. 1914.
Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. Spengel in Gießen.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.
Material und Technisches.
Der Entwicklungsverlauf von *Cyclops viridis*.
I. Furchung.
1. Abschnitt: Bis zur Sonderung der Urkeimzelle und der Urentodermzelle.
I. Teilungsschritt (1-2-Zellenstadium).
II. Teilungsschritt (2-4-Zellenstadium).
III. Teilungsschritt (4-8-Zellenstadium).
IV. Teilungsschritt (8-16-Zellenstadium).
V. Teilungsschritt (16-31-/32-Zellenstadium).
2. Abschnitt: Bis zur Sonderung der Mesodermringe.
VI. Furchungsschritt (32-62-/63-Zellenstadium).
VII. Furchungsschritt (63-116-/123-/125-Zellenstadium).
VIII. Furchungsschritt (125-231-/245-/246-Zellenstadium).
II. Gastrulation.
IX. Teilungsschritt (246-458-/462-Zellenstadium).
X. Teilungsschritt.
Zusammenfassung der Ergebnisse.

Vergleichende Betrachtungen.

A. Die bisherigen Ergebnisse über die Zellfolge der Copepoden.
   1. Der allgemeine Furchungsverlauf.
   2. Das Keimbahnproblem.
   3. Die Herkunft des Entoderms.
   4. Die Herkunft des Mesoderms.

B. Vergleich mit der Entwicklung anderer Entomostraken.
   1. Dotterarme Cladocereneier.
   2. Cirripedien.

Schluß.

Einleitung.

Eine Reihe von Untersuchungen haben uns mit der Entwicklung von Vertretern aus fast allen Entomostrakengruppen bekannt gemacht. So wurde die Phyllopodenentwicklung behandelt von GROBBEN (1879, Sommereier von *Moina*), BRAUER (1892, *Branchipus*), HAECKER (1893, Wintereier von *Moina*), SAMASSA (1893, *Moina* u. a. Cladoceren, Sommer- und Wintereier), LEPESCHKIN (1900, *Moina*), SAMTER (1900, *Leptodora*), VOLLMER (1912), KÜHN (1911, 1912, Sommereier von *Polyphemus*). Nach diesen Untersuchungen besitzen die dotterarmen Phyllopoden eine determinierte, die dotterreichen eine nicht determinierte Entwicklung. Bei den Eiern mit determinativer Entwicklung vollzieht sich die Sonderung der Keimesbezirke in ganz einheitlicher Weise, auch wenn die betreffenden Formen nicht nahe miteinander verwandt sind (GROBBEN, KÜHN).

Ebenfalls determiniert ist die Entwicklung der Cirripedien, die uns eine Arbeit von BIGELOW (1902, *Lepas*) schildert. Auch hier liegt ein Furchungsverlauf vor, der sich mit den Bildungsvorgängen bei *Polyphemus* und *Moina* in Einklang bringen läßt.

In allerneuester Zeit sind auch die Ostracoden bezüglich ihrer Entwicklung durch MÜLLER-CALÉ (1913, *Cypris*) neu untersucht worden: ihre Entwicklung ist, ähnlich der der dotterreichen Phyllopodeneier, nicht determinativ.

Über die Entwicklung dieser 3 Entomostrakenordnungen haben wir somit genauere Kenntnis und können ihre Entwicklungsweisen in Beziehung setzen. Wesentlich schlechter sind wir über die Entwicklung der Copepoden unterrichtet. Trotzdem diese sehr häufig und noch in den letzten Jahren untersucht worden sind, haben wir doch kein klares Bild vom genauen Verlauf ihrer Entwicklung. Die Ansichten der Forscher gehen darüber so sehr auseinander, daß es

unmöglich ist, zwischen den verschiedenen untersuchten Copepodenformen übereinstimmende Punkte zu finden.

Urbanowicz (1886) veröffentlichte als Erster „Beiträge zur Embryologie der Copepoden". Im Verlauf einer superfiziellen Furchung fand er im Blastoderm der Cyclopiden eine „passive" Zelle, die dann ins Blastocöl einwandert und dort durch Teilung die Entodermelemente aus sich hervorgehen läßt. An der Stelle, wo diese Zelle im Blastoderm lag, entsteht später der Blastoporus. Die Ectodermzellen, die ihn begrenzen, wandern ebenfalls ins Innere des Eies ein und liefern das Mesenchym (= „primäres" Mesoderm). Auf einem späteren Stadium sollen sich vom Entoderm die „Mesoblastmutterzellen" sondern, aus denen das „sekundäre" Mesoderm entsteht. Eine Genitalzelle hat Urbanowicz während der Furchung nicht beobachtet; erst nach der Gastrulation konnte er sie unter den Mesoblastmutterzellen feststellen, als deren Derivat er sie betrachtet. Über die Zeit, in der die Differenzierung der genannten Zellen erfolgte, erfahren wir hier nichts, ebensowenig wie über Teilungsschritte und Teilungstempo der verschiedenen Blastomeren.

Haecker wies in seiner Untersuchung über „die Keimbahn von Cyclops" (1896) nach, daß die Sonderung der Keimzellen bis in die I. Furchungsteilung zurück zu verfolgen ist. Im ganzen Furchungsverlauf zeichnet sich stets eine Zelle vor den übrigen durch die Verlangsamung ihrer Teilungsgeschwindigkeit und während der ersten Phasen der Mitose durch das einseitige Auftreten einer „Körnchen"-ansammlung an der Spindel aus. Diese Zelle ist die Stammzelle der Geschlechtszellen; ihre Abkömmlinge, die ebenfalls an jenen beiden Merkmalen zu erkennen sind, stellen die direkten Etappen der „Keimbahn" dar, die schließlich in den Geschlechtszellen endigt.

Der V. Teilungsschritt (16-32-Zellen) teilt die „Körnchenzelle" in eine körnchenführende, die „Stammzelle", und in eine körnchenfreie Tochterzelle, die Urentodermzelle. Letztere liefert im weiteren Verlauf die 4 definitiven Entodermzellen des Blastoderms. Die „Stammzelle" hat 2 Abkömmlinge verschiedener Art: eine periphere, im Blastoderm verbleibende Zelle (*B*-Zelle) und die „primäre Urgenitalzelle" (*A*-Zelle), die ins Innere des Embryos einwandert. Erstere gibt als „primäre Urmesodermzelle" dem Mesoderm den Ursprung. Weiterhin beschreibt Haecker eine typische Bechergastrula, auf deren Grunde die beiden definitiven Keimzellen (*Ug*), die Abkömmlinge der *A*-Zelle liegen. Zu den Zellen, die hier ins

Innere des Embryos verlagert werden, gehören aber außer den beiden Urgenitalzellen und den Entodermzellen noch andere Elemente, deren prospektive Bedeutung HAECKER nicht angegeben hat. Vielleicht sind es die Zellen, die auf einem früheren Stadium einen Halbkreis um die Entodermzellen bildeten und dort als „Nachbarzellen" (*sen*) bezeichnet wurden.

In einer späteren Untersuchung (1903) über das „Körnchen"-problem kam HAECKER zu dem Resultat, daß nicht die körnchenführende Tochterzelle zur neuen Keimbahnzelle wird, sondern stets die körnchenfreie.

AMMA (1911) wies in seiner Arbeit über „die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden" bei einer großen Anzahl von Objekten nach, daß „die Körnchenzellen jeweils in direkter Deszendenz voneinander abstammen". Nach seinen Ergebnissen findet die „vorbereitende" Teilung der *S*-Zelle in die *A*- und *B*-Zelle, die HAECKER beschrieb, nicht statt; die Abkömmlinge der *S*-Zelle sind vielmehr schon die beiden definitiven Urgenitalzellen. Somit ist also die Entstehung des Mesoderms aus der *B*-Zelle, wie sie sich HAECKER dachte, unrichtig. AMMA sagt aber an keiner Stelle seiner Arbeit etwas darüber aus, aus welchen Zellen er das Mesoderm herleitet. Auch er beschreibt eine typische Bechergastrula, in der die beiden Urgeschlechtszellen wie in einem Becher liegen, der von den Entodermzellen gebildet wird.

Über die Entwicklung mariner Copepoden liegt uns nur die Untersuchung GROBBEN's (1881) an *Cetochilus septentrionalis* GOODSIR vor. Eine prospektive Bedeutung gewisser Zellen konnte er erst auf dem Stadium von 32 Zellen beobachten, wo das gesamte Entodermmaterial schon gesondert ist. Er läßt das Entoderm aus Zellen verschiedener Herkunft entstehen, aus einer zentralen, einer vorderen und 4 seitlichen Zellen, die sowohl an Größe und histologischem Aufbau als auch bezüglich ihrer Lage wesentlich voneinander abweichen. Ebenfalls auf dem 32-Zellenstadium ist noch eine andere Zelle vor den übrigen ausgezeichnet; sie stammt vom Entoderm ab und liefert im weiteren Verlauf der Teilung das Mesoderm. Eine frühzeitige Sonderung der Urkeimzellen konnte GROBBEN bei *Cetochilus* nicht feststellen.

In seinen „Studien über parasitische Copepoden" beschreibt SCHIMKEWITSCH (1896) für *Chondracanthus* eine totale und beinahe äquale Furchung. Das Entoderm entsteht bei diesem Objekt durch Einsenkung von 4 Zellenpaaren, über deren Herkunft wir

nichts erfahren. Die Zellen, die den Blastoporus umgeben, senken sich ebenfalls ein und liefern einen anfänglich einschichtigen, später dann mehrschichtigen Ring von Mesoderm um die Entodermanlage. Eine Genitalzelle konnte Schimkewitsch hier nicht feststellen.

Ähnlich verläuft der Gastrulationsprozeß bei *Notopterophorus* und *Enteropsis*, deren Furchung zuerst total ist, dann aber in eine superfizielle übergeht. Acht sich einsenkende Zellen stellen auch hier die Anlage des Entoderms dar. Aber hier liegen zwischen dem 3. und 4. Paar 2 Genitalzellen, die sich ebenfalls eingesenkt haben. Ihre Herkunft ist unbekannt. Das Mesoderm entsteht aus den Blastoporusrandzellen, die seitlich und hinter der Entodermanlage gelegen sind.

Einen Fall von totaler, inäqualer Furchung unter den parasitischen Copepoden beschreibt Pedaschenko (1899) in seiner Arbeit „Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis". Von einem Macromer, das den Dotter enthält, schnüren sich nacheinander einige Micromere ab, die nach einiger Zeit jenes epibolisch überwachsen. Das Macromer liefert die Anlage des Entoderms, indem sich sein Kern teilt, der Dotter aber ungefurcht bleibt. Aus den Randzellen der epibolischen Überwachsungsschicht entstehen die Mesodermelemente und die Genitalzellen.

Wir sehen also, wie sehr die Befunde der genannten Forscher auseinandergehen. Die Bildung von Entoderm, Mesoderm und Urkeimzellen wird in ganz verschiedener Weise dargestellt; von keiner einzigen Art sind die Zellfolgen, die vom Ei zu den Uranlagen führen, bekannt. Es ist unter solchen Umständen unmöglich, die Embryonalentwicklung der Copepoden eindeutig und zusammenhängend darzustellen und zwischen den freilebenden und parasitischen und zwischen den Copepoden und anderen Entomostraken Vergleiche zu ziehen. Deshalb erschien es notwendig, die Untersuchung der Keimblätterentwicklung der Copepoden von neuem aufzunehmen und besonders auf die Zellfolgen zu achten, die für eine vergleichende Betrachtung die Grundlage bilden. Dieses Problem seiner Lösung etwas näher zu bringen, ist das Ziel meiner Untersuchung.

Es sei mir an dieser Stelle vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Doflein für das rege Interesse, mit dem er meine Untersuchungen stets verfolgte, und für die vielen Ratschläge, die er mir während derselben erteilt hat, zu danken. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Schleip für seine Anteilnahme und

Unterstützung. Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich von Herrn Privatdozent Dr. KÜHN. Dafür und für seinen unermüdlichen Rat und seine überaus freundliche Hilfe sage ich ihm hier herzlichen Dank.

Material und Technisches.

Cyclops viridis JURINE ist eine der häufigsten Copepodenarten Deutschlands. Man findet sie fast das ganze Jahr hindurch in Fortpflanzung begriffen.

Mein Material stammt aus Gewässern in der Umgebung Freiburgs, aus einigen Tümpeln und Seen des Schwarzwalds und aus dem Altrhein bei Breisach. Die Fixierung wurde entweder an Ort und Stelle des Fangs vorgenommen, ohne Wahl des Alters der Eier; oder die Tiere wurden im Institut in Aquarien nach der Methode, die HAECKER (1896) angibt, gezüchtet und nach Bedarf fixiert. Zur Fixierung benutzte ich fast ausschließlich Sublimatgemische, die vor dem Gebrauch auf etwa 40° C erwärmt wurden. Die besten Resultate erhielt ich mit dem Gemisch von GILSON-PETRUNKEWITSCH, in dem die Eier 24 Stunden verblieben. Ebenfalls gute Fixierung ergab die Anwendung von Sublimat-Alkohol nach SCHAUDINN, den ich auch 24 Stunden auf die Objekte einwirken ließ. Weniger oft verwendete ich VOM RATH'sche Flüssigkeit (500 ccm konz. wässerige Pikrinsäurelösung, 3 ccm Essigsäure, 1—2 g Osmiumsäure, 3—5 g Platinchlorid), da durch sie der Dotter sehr spröde wurde und beim Schneiden leicht zerriß.

Da die Eier von *Cyclops viridis* JURINE ziemlich viel Dotter enthalten, ist eine Totaluntersuchung der Furchung nicht vorteilhaft. Ich beschränkte mich deshalb auf die Schnittmethode. Teils bettete ich zahlreiche Eier verschiedenen und unbekannten Alters gleichzeitig ein und rechnete dann mit der Wahrscheinlichkeit, in wenigen Serien die allerverschiedensten Entwicklungsstadien zu erhalten; ich habe diese Methode meist nur am Anfang meiner Untersuchung angewandt. Teils gebrauchte ich zur Einbettung nur gezüchtete Eier bestimmten Alters, wodurch mir mit größerer Sicherheit die Vollständigkeit der Entwicklungsreihe gewährleistet wurde. Die Eier wurden zuerst in ein Gemisch von Xylol und Paraffin gebracht und dann in reines Paraffin (56°) eingebettet, in dem sie etwa 3 Stunden verblieben. Die Schnittdicke betrug 5—10 μ. Da ich auf die Verwertung von Totalbildern verzichten mußte, waren dickere Schnitte insofern von Vorteil, als sie den Embryo

in nur wenige Stücke zerlegten. Dadurch war es mir möglich, wichtige Oberflächenansichten in Form von Kalotten zu erhalten, die mir Totalbilder ersetzten. Vorgefärbt wurden die Eier nicht. Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin (Delafield) und Pikrokarmin gefärbt, wobei namentlich auch die Körnchen eine deutliche Tinktion erhielten. Ausnahmsweise färbte ich auch mit Eosin oder Orange-G nach. Der Dotter färbte sich bei Anwendung dieser Farbstoffe nicht sehr stark mit, bei Anwendung von Eisenhämatoxylin wirkte jedoch seine Mitfärbung so störend, daß ich diese Methode nicht weiter benutzte.

Der Entwicklungsverlauf von *Cyclops viridis*.

I. Furchung.

1. Abschnitt.

Bis zur Sonderung der Urkeimzelle und der Urentodermzelle.

I. Teilungsschritt (1-2-Zellenstadium).

Die Furchung beginnt mit der Ausbildung der Sphären an 2 Seiten der Pronuclei, die noch unvereinigt nebeneinander liegen. Die von Haecker beschriebenen Körnchen sind hier noch nicht sichtbar; sie erscheinen erst im Verlauf der Prophase und werden immer größer und zahlreicher mit der weiteren Ausbildung der Spindel. Von der Telophase an nehmen sie an Größe und Zahl wieder ab und sind während der Kernruhe überhaupt nicht mehr wahrzunehmen. Da sich meine Untersuchung nicht speziell auf die Körnchen richtet, kann ich auf eine Schilderung ihrer Struktur nicht eingehen. Diese ist von Haecker und Amma ausführlich behandelt worden; im übrigen kann ich annehmen, daß die Körnchen meines Objekts nicht von denen abweichen, die jene Forscher beschrieben.

Fig. 1 stellt die I. Furchungsspindel in Anaphase dar. Ihre Richtung im Verhältnis zur primären Eiachse ist aus den Bildern des I. Teilungsschrittes nicht ohne weiteres zu erkennen. Die Gestalt des Eies gibt uns keinen Aufschluß darüber, ebensowenig wie die Lage des Richtungskörpers. Dieser bezeichnet nicht, wie sonst oft dauernd, den animalen Pol, sondern wandert im ganzen Ei umher und wird daher in den Furchungsstadien in den verschiedensten Blastomeren gefunden, so daß wir aus seiner Lage den Verlauf der primären Eiachse auch nicht ableiten können. Nur aus dem ganzen

Furchungsverlauf ist es möglich, auf diese einen Schluß zu ziehen. So sind wir imstande, die beiden Eipole aus den nach dem Perpendikularitätsgesetz aufeinander folgenden Furchen, den vegetativen Pol aus der definitiven Lage gewisser determinierter Zellen des Embryos zu erkennen. Demnach steht die I. Furchungsspindel senkrecht auf der primären Eiachse, und die I. Furchungsebene ist meridional.

Im allgemeinen sind die Körnchen mehr unregelmäßig zerstreut und variieren untereinander stark in ihrer Größe. In dem Fig. 1 zugrunde liegenden Schnitt sind sie in sehr großer Zahl und relativ gleichmäßig über den Polstrahlenbezirk verteilt zu sehen. Der körnchenführende Pol bezeichnet die Keimbahnzelle.

Die Form der Spindel ist durchaus nicht immer genau gleich. Die Verschiedenheit beruht aber nicht auf einer konstanten Formveränderung der Spindel mit dem Verlauf der Teilung, sondern sie hängt lediglich von der Form der Eier ab. Diese liegen nämlich zu mehreren in einem Eisäckchen. Da ihre Zahl nicht konstant ist, so kommt es häufig, ja fast regelmäßig vor, daß sie sich bei der Beschränktheit des Raumes gegeneinander in verschiedener Weise abplatten. Und so ist die Spindel oft durch seitlichen Druck mehr langgestreckt, oft mehr tonnenförmig und verkürzt. Auch die Sphären zeigen Unterschiede in ihrer Größe, besonders aber in ihrer Gestaltung. Nicht selten, zumal in jüngeren Stadien, ist die „Pinienform", die schon Haecker beschrieb und abbildete, zu beobachten. Häufiger jedoch bilden die Sphären mehr oder weniger regelmäßige, kuglige Plasmabezirke von verschiedener Größe, von denen aus die Polstrahlen sich in ziemlich radialer Anordnung zwischen die umgebenden Dotterkugeln ausbreiten.

In der Telophase wandeln sich die Chromosomen in Caryomeren um, die zuerst sehr klein sind. Allmählich nehmen sie an Größe zu und können auch untereinander zu größeren Caryomerenbezirken verschmelzen, die sich dann auch noch an den definitiven Tochterkernen erkennen lassen. Häufig konnte ich an solchen 2, 3 oder mehr Caryomerenbezirke beobachten. Sehr oft kann auch eine Verschmelzung der Caryomeren zu einem einheitlichen Kern stattfinden, wovon aber die Keimbahnzelle eine konstante Ausnahme macht. In ihr fand ich in der großen Mehrzahl der Fälle die Caryomeren nicht vereinigt. Daß sich aber stets die väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile in 2 „Gonomeren" (Haecker, 1896) getrennt erhalten, scheint mir zweifelhaft, da ich die von Haecker beschriebenen

Unterschiede an ihnen nicht entdecken konnte. Vor allem waren es nicht selten 3 Bläschen, und auch das Getrenntbleiben des Chromosomenmaterials in der Teilung trat bei meinem Objekt nicht hervor. In den Kernen der übrigen Zellen scheinen die Caryomerenbezirke besonders in jungen Furchungsstadien räumlich getrennt zu bleiben, während sie in älteren Embryonen fast stets zu einheitlichen Kernen verschmelzen.

Am Ende der Teilung, wenn noch Spindelreste zwischen den beiden Tochterkernen zu sehen sind, wird eine Plasmascheidewand zwischen den beiden Tochterzellen gebildet (Fig. 2). Die Körnchen haben an Zahl und Größe schon stark abgenommen. Nur ganz wenige sind noch am einen Tochterkern zu beobachten. Im äußeren Umfang der Scheidewand senkt sich dann die I. Furche ein. Da sich die beiden ersten Blastomeren nicht stark abrunden, liegen sie mit dem größten Teil ihrer Innenfläche platt aneinander.

Das Resultat der I. Teilung sind also 2 ziemlich gleichgroße Blastomeren mit Caryomerenkernen, von denen eine die I. Keimbahnzelle (S^I) darstellt. Welche von beiden dies ist, kann auf dem Ruhestadium hier nicht angegeben werden, da auf diesem die Körnchen verschwinden oder mindestens so klein werden, daß sie vom Plasma nicht mehr unterscheidbar sind. Ferner sind, wie häufig in jungen Stadien, nicht nur in der Keimbahnzelle, sondern auch in ihrer Schwesterzelle Caryomerenbezirke an dem Kern wahrzunehmen. Durch diese Tatsache fällt somit auch das zweite hier mögliche Unterscheidungsmerkmal weg. In Fig. 2 sind die Körnchen noch sichtbar, die Keimbahnzelle S^I läßt sich also daran noch erkennen.

II. Teilungsschritt (2-4-Zellenstadium).

Die beiden Kerne des 2-Zellenstadiums treten ziemlich gleichzeitig in Mitose ein. Eine Phasendifferenz ist am Anfang der Teilung noch nicht zu bemerken. Die ausgebildeten Spindeln sind einander ziemlich parallel (Fig. 3). Sie liegen ebenfalls in der Äquatorebene, ihre Richtung ist aber gegen die der I. Furchungsspindel um 90° gedreht. Im Stadium der Anaphase, das wir in Fig. 3 sehen, ist nun ein minimaler Phasenunterschied wahrzunehmen, insofern als die Chromosomen der einen Zelle dem Pol schon näher gerückt sind als die der anderen. Dieser Unterschied kommt auch noch in etwas anderem zum Ausdruck: in der Zelle, in der die Teilung eine wenn auch nur geringe Verlangsamung aufweist,

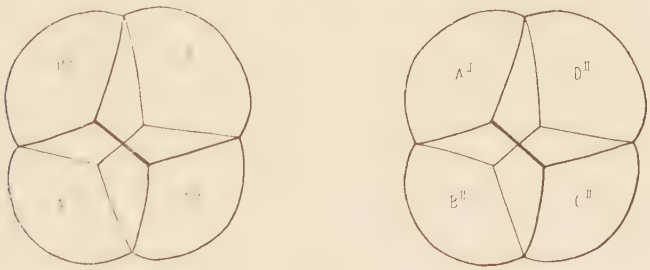
zeigen sich nun wiederum Körnchen. Diese sind nicht nur an einem Pol, sondern an beiden sichtbar, und zwar sind die um die eine Sphäre gelegenen größer und zahlreicher als die an der anderen Sphäre. Diese Tatsache steht im Widerspruch zu den Befunden HAECKER's und AMMA's und erfordert eine eingehendere Besprechung des gesamten Körnchenproblems, die ich aber erst weiter unten folgen lassen werde. Ich bezeichne in der Folge den Spindelpol, um den ausschließlich oder hauptsächlich die Körnchen gelagert sind, als „Körnchenpol" und die Zelle, die aus dem ihn einschließenden Zellbezirk hervorgeht, als „Körnchenzelle". Die Frage, ob die Körnchenzelle dieses Teilungsschrittes identisch ist mit der Zelle, die im 1—2-Zellenstadium die Körnchen mitbekam, läßt sich bei meinem Objekt nicht durch die Beobachtung des dazwischenliegenden Ruhestadiums lösen. Denn in ihm ist von Körnchen nichts nachzuweisen. Daß aber das Körnchenphänomen tatsächlich sich innerhalb einer aufeinanderfolgenden Zellgeneration forterbt, wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß mit ihm auch die hier schon sich andeutende Teilungsverzögerung stets verbunden ist. Und für sie ist keine andere Annahme zulässig als die, daß die in einem Teilungsschritt verzögerte Zelle von einer bei der vorhergehenden Teilung zurückgebliebenen herstamme.

Nach der Rekonstruktion der Tochterkerne, die auch hier wieder die sie zusammensetzenden Caryomeren erkennen lassen, ist die Phasendifferenz, die sich in der Anaphase bemerkbar machte, wieder ausgeglichen, da das Ruhestadium lange andauert und so der Körnchenzelle die Möglichkeit gegeben ist, ihre Schwesterzelle wieder einzuholen. Die II. Furche ist, da die Spindeln in diesem Teilungsschritt auch in der Äquatorebene liegen, ebenfalls meridional. Die geringe Neigung, die die beiden Spindeln sowohl in horizontaler als auch in vertikaler Richtung gegeneinander zeigen, bewirkt, daß die Teilfurchen der beiden Blastomeren auf der I. Furche nicht zusammenstoßen, sondern zwischen den Punkten ihres Auftreffens auf diese eine Strecke frei lassen. An diesen beiden Stellen erhält die I. Furche infolgedessen je einen Knick und bildet so eine Brechungsfurche, und zwar eine solche am animalen und eine am vegetativen Eipol. Die Richtungen beider stehen aufeinander senkrecht.

Nach dem II. Teilungsschritt besteht nun der Embryo aus 4 annähernd gleichgroßen Blastomeren, die sich in ihrer prospektiven Bedeutung verschieden verhalten. Es sind die 4 Quadranten,

die grundlegend sind für die Bestimmung des Bauplanes des fertigen Tieres.

An dieser Stelle ist es notwendig, für die einzelnen Zellen eine differente Bezeichnung einzuführen, die ein Zurückweisen von späteren Stadien gerade auf die 4 primären Quadranten leichter und übersichtlicher macht. In der Bezeichnungsweise, die ich hier anwende, schließe ich mich ganz derjenigen an, die Kühn in seiner Untersuchung über „die Entwicklung der Sommereier von *Polyphemus pediculus*" (1912) geprägt hat. Es liegen dieser die Systeme von Kofoid (1894) und Conklin (1897) zugrunde, deren Verbindung Kühn für die Anwendung auf die Crustaceenfurchung praktisch



a b

Fig. A.

Schema des 4-Zellenstadiums. a vom animalen, b vom vegetativen Pol.

modifizierte. Danach nenne ich also die 4 Quadranten A^{II}, B^{II}, C^{II}, D^{II}, wobei die römischen Exponenten den Furchungsschritt bedeuten, durch den die bezeichneten Zellen entstanden sind. Die Buchstaben folgen bei Aufsicht auf den animalen Pol des Embryos im Sinne des Uhrzeigers (Textfig. Aa), bei Aufsicht auf den vegetativen Pol im entgegengesetzten Sinne (Textfig. A b). Bei der Zählung ist stets die auf die Körnchenzelle im angegebenen Sinne folgende Zelle mit A bezeichnet. Die Körnchenzelle heißt dann D^{II}; sie ist die Keimbahnzelle, und ich gebe ihr auch eine Sonderbezeichnung: S (= Stammzelle), also auf diesem Stadium S^{II}.

Die prospektive Bedeutung der Zellen des II. Teilungsschrittes ist nun folgende: A^{II}, B^{II} und C^{II} liefern im Verlauf der Furchung Elemente des Ectoderms und Mesoderms, S^{II} bildet Ectoderm, Mesoderm, Entoderm und die Urkeimzellen, enthält also noch Anlagen für sämtliche Keimblätter.

III. Teilungsschritt (4-8-Zellenstadium).

In diesem Teilungsschritt ist die Phasendifferenz zwischen den Blastomeren schon bei der Ausbildung der Spindeln zu beobachten. Die Keimbahnzelle ($D^{II} = S^{II}$) und ihre Schwesterzelle (C^{II}) zeigen eine deutliche Verzögerung, wie ersichtlich ist aus den Figg. 4—6, die 3 aufeinander folgende Schnitte darstellen, welche parallel zur Hauptachse geführt sind. Während in den beiden anderen Blastomeren A^{II} und B^{II} die Chromosomen bereits zur Äquatorialplatte angeordnet sind, befinden sich C^{II} und D^{II} eben erst in dem Stadium der Kernauflösung. Die Wände der Caryomeren sind in C^{II} und D^{II} noch deutlich wahrzunehmen. Die Spindeln laufen jetzt nicht mehr untereinander parallel. Ihre Lage wird durch die Lagerung der Furchungszellen an der animalen und vegetativen Brechungsfurche und durch die darauf beruhende verschiedene Form der Blastomeren bedingt. Die Zellen A^{II} und C^{II} berühren sich breit an der animalen Brechungsfurche. Dadurch werden B^{II} und D^{II} nach beiden Seiten gedrängt und stoßen nur noch an die Enden dieser Furche; ihre Hauptmassen berühren sich an der vegetativen Brechungsfurche breit, so daß an diesem Pol A^{II} und C^{II} dieselbe Lage einnehmen wie B^{II} und D^{II} am animalen, also an den Enden der Brechungsfurche. Infolge dieser gegenseitigen Einkeilung der Blastomeren sind die Hauptmassen von je 2 einander gegenüberliegenden Furchungszellen an einen Pol verschoben, wo sie dann die größte Ausdehnung besitzen und ihre Spindeln ausbilden.

So liegen (Fig. 5) die Spindeln von $D^{II} = S^{II}$ und B^{II} gegen den animalen Pol verschoben und konvergieren gegen die animale Brechungsfurche; dementsprechend konvergieren die Spindeln von A^{II} und C^{II} (Fig. 4 u. 6) gegen die vegetative Brechungsfurche. Wir haben hier dieselben Lagerungsverhältnisse vor uns, wie sie Müller-Calé im 4-Zellenstadium von *Cypris* beschrieb. Dasselbe erläutern die Schnittbilder der Figg. 7 u. 8. Fig. 7 ist eine Ansicht vom animalen Pol und zeigt die diesem Pol zugewandten Sphären der 4 Spindeln. Die von D^{II} und B^{II} sind größer und deutlicher, da sie dem animalen Pol näher liegen und deshalb im Schnitt vollständig getroffen sind, während die tiefer liegenden Spindeln von A^{II} und C^{II} nur eben noch an der unteren Schnittgrenze sichtbar sind. Fig. 8 zeigt einen Schnitt in der Höhe der unteren Sphären von C^{II} und A^{II}, in dem diese ganz getroffen sind, während die

Sphären von B^{II} und D^{II} an der oberen Schnittgrenze gerade verschwinden.

Die Körnchen sind auch in diesem Teilungsschritt nicht nur auf einen einzigen Spindelpol beschränkt. In der Keimbahnzelle treten sie wieder an beiden Polen auf. Sie sind größer und zahlreicher an der Sphäre, die dem vegetativen Eipol näher liegt (Fig. 5). Aber nicht nur in der Keimbahnzelle, sondern auch in ihrer Schwesterzelle C^{II} (Fig. 6, 7 u. 8) konnte ich das Körnchenphänomen feststellen. C^{II} hat ja durch die vorhergehende Teilung auch Körnchen erhalten (Fig. 3). Und nun treten wiederum solche auf, allerdings in verminderter Zahl und geringerer Größe. In späteren Stadien habe ich sie in den Abkömmlingen dieser Zelle nicht mehr gefunden. Das Körnchenphänomen erlischt in ihnen allmählich; es ist nur in der Keimbahnzelle konstant. Was die Körnchen selbst anbelangt, so glaube ich, daß sie stets neu entstehen. Ich habe nie Chromatinbrocken beobachtet, die mit Überresten der Ectosomen des vorhergehenden Teilungsschrittes identisch sein könnten. Immer sind zuerst nur wenige und ganz kleine Körnchen vorhanden, die allmählich wachsen und an Zahl zunehmen. Ich werde unten noch genauer darauf zu sprechen kommen.

Ebenso verschwindet in C^{II} wieder das andere Erbteil von S', die Teilungsverlangsamung. Während sich diese in gewissen Abkömmlingen von S^{II} im weiteren Verlauf der Furchung immer vergrößert, holen die Tochterzellen von C^{II} die übrigen Blastomeren bald wieder ein.

Da die Spindelstellung streng meridional ist, resultieren aus diesem Teilungsschritt durch äquatoriale Furchen 8 gleichgroße Blastomeren, und zwar 4 vegetative, A^{III}, B^{III}, C^{III}, $D^{III} = S^{III}$ und 4 animale, die ich mit a^{III}, b^{III}, c^{III}, d^{III} bezeichne. In allen folgenden Furchungsstadien werden die Zellen der animalen Keimeshälfte stets mit kleinen, die der vegetativen mit großen Buchstaben bezeichnet. a^{III}, b^{III}, c^{III}, d^{III} liefern im weiteren Verlauf der Entwicklung nur noch Ectoderm. Somit ist von jetzt an alles Zellmaterial oberhalb des Äquators „primäres" Ectoderm. Von den 4 vegetativen Zellen enthalten A^{III}, B^{III}, C^{III} Anlagen des Ectoderms und Mesoderms, S^{III} solche des Ectoderms, Mesoderms, Entoderms und das Material für die Urkeimzellen. Auch nach diesem Teilungsschritt schneiden die Furchen nicht sehr breit ins Ei ein, so daß sich die Blastomeren gegenseitig mit fast ebenen Flächen berühren,

eine Tatsache, die zu dem Abrundungsbestreben der Zellen auf späteren Stadien in einem gewissen Gegensatz steht.

Der Keim kann jetzt als Blastula bezeichnet werden, da sich in seinem Innern eine Furchungshöhle ausgebildet hat; sie ist nicht groß und von sehr variabler Gestalt, weil sich die Zellen oft stark in sie hineinwölben.

IV. Teilungsschritt (8-16-Zellenstadium).

Die Phasendifferenz zwischen den Blastomeren ist nun schon stark gewachsen. Die Abkommen von A^{II}, B^{II} und C^{II}, also A^{III}, B^{III}, C^{III} und a^{III}, b^{III}, c^{III} haben beim Beginn der Teilung einen deutlichen Vorsprung vor den beiden Tochterzellen der Keimbahnzelle des vorhergehenden Teilungsschrittes. Fig. 9 zeigt die Keimbahnzelle $D^{III} = S^{III}$ gerade in der Ausbildung der Chromosomen begriffen. An ihrem Kern ist die Zusammensetzung aus Bläschen von verschiedener Größe deutlich zu erkennen. Daß diese stets in Zweizahl („Gonomeren") vorhanden sind, wie Haecker beschrieb, scheint mir nicht wahrscheinlich, da ich auf Schnitten meist mehr als 2 angetroffen habe. Im vorliegenden Fall besteht der Kern aus 3 Caryomeren, deren Wände eben noch sichtbar sind. Sphären haben sich bereits an 2 Kernpolen ausgebildet; um den einen Pol sind wenige kleine Körnchen gelagert.

Auf demselben Stadium der Prophase steht auch die animale Schwesterzelle der Keimbahnzelle. d^{III} (Fig. 10), die von dieser im vorhergehenden Teilungsschritt die Teilungsverlangsamung geerbt hat. Körnchen sind in ihr aber nicht mehr zu beobachten, auch nicht im weiteren Verlauf der Mitose.

Im Gegensatz zu diesen beiden Zellen sind alle übrigen Blastomeren, von ganz minimalen Unterschieden abgesehen, schon auf dem Stadium der Metaphase (Fig. 9 u. 10) angelangt. Die Spindelstellung ist in diesen Abbildungen nicht deutlich zu erkennen, da die Schnitte etwas schief durch den Embryo gegangen sind und so eine Orientierung der Spindelrichtung an der Brechungsfurche unmöglich ist. Besser eignet sich dazu Fig. 11, die in einem dicken Schnitt eine Aufsicht auf den vegetativen Eipol zeigt. Alle Spindeln stellen sich in latitudinalen Ebenen ein. Ihre Richtungen ergeben, wenn man sie sich bei jeder Spindel verlängert denkt, sowohl bei den 4 animalen, als auch bei den 4 vegetativen annähernd die Figur eines Quadrats. Es sind also je 2 an einer Brechungsfurche sich gegenüber liegende Spindeln parallel, und ebenso sind die im Embryo

untereinander liegenden gleich gerichtet. Die Spindel der Keimbahnzelle liegt stets so, daß die verlängert gedachte Brechungsfurche auf ihrer Richtung senkrecht steht. Die Phasendifferenz scheint auf dieser Abbildung wieder ausgeglichen zu sein, da alle Spindeln gleichzeitig in Metaphase stehen. Da aber dieses Stadium unter allen Stadien der Mitose am längsten andauert, so ist, wie im Stadium des Ruhekerns, ein Ausgleich der verschiedenen Teilungsgeschwindigkeiten nur scheinbar eingetreten, da die Keimbahnzelle eben erst die Chromosomen zur Äquatorialplatte angeordnet hat, während die anderen Blastomeren nun sogleich in die Anaphase übergehen werden. Somit liegt also doch die ganze lange Dauer der Metaphase zwischen ihnen. Sobald diese überschritten ist, wird der Phasenunterschied wieder deutlich, also auf den Stadien der Ana- und Telophase, welch letztere durch die Figg. 12 u. 13 dargestellt ist.

Fig. 12 zeigt uns in einem oberflächlichen Längsschnitt eine Seitenansicht des Embryos. Der gekrümmte Pfeil soll die Lage der vegetativen Brechungsfurche veranschaulichen, die auf den Beschauer zuläuft. Fig. 13 stellt einen Schnitt durch die Mitte des Embryos parallel zur animalen Brechungsfurche dar. Die Pfeile geben wieder Lage und Richtung der Brechungsfurche an. In allen anderen Blastomeren sind die Caryomeren der Tochterkerne schon ausgebildet und zum Teil schon miteinander zu größeren zusammengeflossen, während in der Keimbahnzelle die Chromosomen erst zu ganz kleinen Bläschen geworden sind. Die Körnchen sind während dieses Teilungsschrittes in großer Zahl am einen Pol der Spindel in S^{III} vorhanden (Fig. 12), am anderen konnte ich sie nicht feststellen.

In diesem Teilungsschritt zeigt sich somit das Körnchenphänomen zum erstenmal auf einen einzigen Teilungspol beschränkt. Auch in der Schwesterzelle der Keimbahnzelle, d^{III}, die noch vom vorhergehenden Teilungsschritt her die Teilungsverlangsamung überkommen hat, ist das Körnchenphänomen bereits völlig erloschen (Fig. 10). Es ist bemerkenswert, daß dieses Auftreten der Körnchen allein an einem Tochterpol der Keimbahnzelle S^{III} mit einer wichtigen differentiellen Teilung Hand in Hand geht: die in diesem Teilungsschritt entstehende Körnchenzelle, die Stammzelle (= Keimbahnzelle) S^{IV} enthält nur noch entodermale und Urkeimzellenanlagen.

Die Scheidewände dieses Teilungsschrittes ver-

laufen meridional, jedoch nicht genau in senkrechten Ebenen, sondern etwas schief. Dadurch werden am Äquator „seitliche" Brechungsfurchen gebildet. Es ist dies besonders bei den Zellen der Fall, die nicht breit an die polaren Brechungsfurchen anstoßen, sondern nur an ihr Ende angrenzen.

Von diesem Stadium an zeigen die Blastomeren immer mehr die Tendenz, sich während der Teilung stark abzurunden. Dadurch wird der feste Zusammenhang, der unter den Zellen der I. Teilungsschritte bestand, mehr oder weniger aufgehoben. So wird in der nächsten Zeit eine Verschiebung der Blastomeren gegeneinander leichter.

Aus dem IV. Teilungsschritt resultiert ein 16-Zellenstadium, wie es Textfig. B schematisch darstellt. Die Zellen sind alle von gleicher Gestalt und lassen keinerlei Größenunterschiede erkennen. Im Stadium der Kernruhe ist auch hier noch die Phasendifferenz scheinbar ausgeglichen. Der Embryo besteht nun aus 8 animalen und 8 vegetativen Blastomeren, also aus 2 Oktantenkomplexen, die durch den Äquator voneinander getrennt sind. Diese Oktanten sind sowohl für die Zahlenverhältnisse der Urzellen der Keimblätter, wie überhaupt für die ganze spätere Organisation des Keimes von großer Wichtigkeit, für die spezielle Organisation der Copepodenkeime sind sie viel maßgebender als die primären Quadranten.

Ihre Bezeichnungsweise erhält jetzt dadurch eine Erweiterung, daß die Tochterzellen von nun an stets durch die arabischen Exponenten ^{1} und ^{2} gekennzeichnet sind, die hinter die römischen des Teilungsschrittes gesetzt werden. Die Teilungsrichtung läßt sich daran erkennen, daß die arabischen Exponenten bei meridionaler Teilung unterstrichen ($\underline{^1}$ bzw. $\underline{^2}$), bei latitudinaler nicht unterstrichen sind. Die Aufeinanderfolge der Zellen geschieht auch hier im Sinne des Uhrzeigers vom animalen Pol aus gesehen, erscheint also vom vegetativen Pol im entgegengesetzten Sinne. So bedeuten also z. B. $a^{IV\underline{1}}$, $a^{IV\underline{2}}$ die Tochterzellen von a^{III} nach dem IV. Teilungsschritt, der sie durch eine meridionale Furche trennte. Bei latitudinaler Durchfurchung sind die Zellen mit dem Exponenten ^{1} stets dem vegetativen Pol näher gelegen als die mit dem Exponenten ^{2}. Ich verweise an dieser Stelle auf die Untersuchung KÜHN's (1912), p. 269 und 298 f., wo diese Bezeichnungsweise ausführlich dargestellt ist.

In diesem Sinne heißen nun die 8 animalen Blastomeren des 16-Zellenstadiums: $a^{IV\underline{1}}$, $a^{IV\underline{2}}$, $b^{IV\underline{1}}$, $b^{IV\underline{2}}$, $c^{IV\underline{1}}$, $c^{IV\underline{2}}$, $d^{IV\underline{1}}$, $d^{IV\underline{2}}$ (Textfig. B); sie geben dem „primären" Ectoderm den Ur-

sprung. Entsprechend lautet die Bezeichnung der 8 vegetativen Zellen: $A^{IV}{}_{-}^{1}$, $A^{IV}{}_{-}^{2}$, $B^{IV}{}_{-}^{1}$, . . . bis $D^{IV}{}_{-}^{2}$. Die eine Tochterzelle von $D^{III} = S^{III}$ ist die Keimbahnzelle, die jetzt nur noch die Elemente der Urentoderm- und der Urkeimzellen enthält. Aus den späteren Symmetrieverhältnissen der beiden Tochterzellen von S^{III}, von $D^{IV}{}_{-}^{1}$ und $D^{IV}{}_{-}^{2}$ geht hervor, daß es nicht festgelegt ist, welche von beiden die Keimbahnzelle darstellt. Denn es

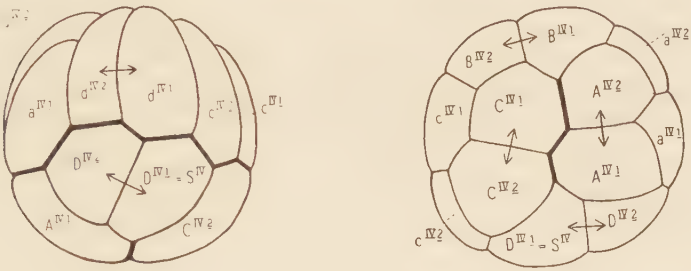


Fig. B.

Schema des 16-Zellenstadiums. a Seitenansicht, b Aufsicht auf den vegetativen Pol.

ist möglich, daß bei der Teilung von S^{III} die Körnchen bald rechts, bald links von der Verlängerung der Brechungsfurche auftreten, daß also einmal $D^{IV}{}_{-}^{1}$ zur Keimbahnzelle wird, ein andermal $D^{IV}{}_{-}^{2}$. Dieser mögliche Unterschied ruft aber im weiteren Verlauf der Furchung keine wesentliche Änderung hervor, wie wir später sehen werden. Die von mir gezeichneten Bilder beziehen sich meist auf Fälle, in denen $D^{IV}{}_{-}^{1}$ Keimbahnzelle ist. Dieser Fall ist daher auch im Folgenden der Darstellung zugrunde gelegt.

Die übrigen vegetativen Blastomeren vereinigen das Material für das „sekundäre" Ectoderm und Mesoderm in sich, sind also Meso-Ectodermzellen. Zu ihnen gehört auch die körnchenfreie Tochterzelle von S^{III}, in unserem Falle $D^{IV}{}_{-}^{2}$.

Es sei hier kurz etwas über die in meinen Abbildungen angewendeten Farbtöne bemerkt (Fig. 12). Die Keimbahnzelle erhielt vom IV. Teilungsschritt an einen grünen Ton, der bei der aus ihr dann entstehenden Urkeimzelle beibehalten wurde. Die animalen Ectodermzellen wurden blau, die Meso-Ectodermzellen grau getönt. Durch das Auftreten von Mesoderm- und Entodermelementen mußte

ich später noch mehr Farbtöne anwenden, die ich dann an jener Stelle anführen werde.

V. Teilungsschritt (16-31-/32-Zellenstadium).

In diesem Teilungsschritt kommt nun zum erstenmal auch der polare Phasenunterschied der Zellen zum Ausdruck. Zuerst treten die animalen Blastomeren in Teilung und erhalten so einen in diesem Stadium noch nicht sehr bedeutenden Vorsprung vor den vegetativen. In Fig. 14 ist ein etwas schiefer Anschnitt des vegetativen Eipols abgebildet, der diese Verhältnisse dartut. Die animalen Zellen sind schon durchgeteilt und durch Scheidewände getrennt. Die Caryomeren der Tochterkerne lassen zwischen sich noch Reste der Spindel erkennen. Die vegetativen Zellen stehen alle noch in Ana- und Telophase.

Fig. C. 16-31-Zellenstadium, Schema.
a erste Phase der Verlagerung, b zweite Phase.

In der animalen Keimeshälfte einerseits und in der vegetativen andrerseits teilen sich die Blastomeren im großen und ganzen unter sich synchron. Die Keimbahnzelle hat jetzt gegenüber allen übrigen Zellen des Embryos eine sehr starke Verzögerung erhalten, die im Vergleich mit den animalen Blastomeren einen ganzen Teilungsschritt ausmacht. Die ihren Kern bildenden Caryomeren treten eben erst in Prophase ein, wenn sie dort schon zum Ruhekern zusammenfließen (Fig. 14).

Die Spindelstellung ist nun nicht mehr so regelmäßig wie in den vorhergehenden Teilungsschritten. Im allgemeinen, kann man sagen, stellen sich die Spindeln so ein, daß ihre Richtung auf den zugehörigen Pol zuläuft (Textfig. C). Abweichungen von dieser Regel sind häufig, da sich während dieses Teilungsschrittes ein Ver-

schiebungsprozeß der Zellen vollzieht, der einen wichtigen Platzwechsel der Keimbahnzelle und ihrer Schwesterzelle zur Folge hat. Die Zellen $D^{IV\,1}_{-} = S^{IV}$ und $D^{IV\,2}_{-}$ lagen unmittelbar nach ihrer Sonderung im vorhergehenden Teilungsschritt nebeneinander (Fig. 12, Textfig. B). Nun rücken sie in meridionaler Richtung hintereinander. Während sich die Zellen $A^{IV\,1}_{-}$, $A^{IV\,2}_{-}$, $B^{IV\,1}_{-}$, $B^{IV\,2}_{-}$, $C^{IV\,1}_{-}$ und $C^{IV\,2}_{-}$ zur Teilung anschicken und sich dabei stark abrunden, schiebt sich die Keimbahnzelle, die noch in Ruhe verbleibt, nach dem Pol zu in die Brechungsfurche vor, in der der Zusammenhang der Zellen gering ist (Textfig. Ca). Dabei wölben sich ihre Nachbarn $C^{IV\,2}_{-}$ und $D^{IV\,2}_{-}$ am Äquator gegeneinander und kommen schließlich zur Berührung, während S^{IV} gänzlich vom Äquator abgedrängt wird (Textfig. Cb). $D^{IV\,2}_{-}$ stellt ihre Spindel, abweichend von der meridionalen Richtung der der übrigen Blastomeren, latitudinal ein. Es hängt dieses Verhalten damit zusammen, daß diese Zelle in der latitudinalen Richtung ihre größte Ausdehnung hat, die ihrerseits die Einstellung der Spindel beeinflußt (Textfig. C und Fig. 14).

Bei Beginn ihrer Wanderung stand die Urkeimzelle innerhalb der vegetativen Kalotte nur mit den Zellen $A^{IV\,1}_{-}$, $C^{IV\,2}_{-}$ und $D^{IV\,2}_{-}$ in Berührung (Fig. 12, Textfig. Bb u. Cá). Nun hat sich mit dem Hineinrücken in die Brechungsfurche eine Berührung mit weiteren vegetativen Zellen hergestellt, zunächst mit $A^{IV\,2}_{-}$ und $C^{IV\,1}_{-}$ (Fig. 14, Textfig. Cb), so daß jetzt die Urkeimzelle von 5 vegetativen Blastomeren umlagert wird. Die Zellenzahl in diesem Kranz wird noch größer, wenn die Urkeimzelle im nächsten Teilungsschritt an den Pol selbst vorrückt und dabei auch mit dem am fernsten liegenden *B*-Quadranten in Berührung kommt.

Die Teilung ist, wie ich oben schon erwähnt habe, zuerst in den animalen Zellen abgelaufen. Danach teilen sich die Blastomeren des vegetativen Pols mit Ausnahme der Keimbahnzelle durch. Sie liefern, der Spindelstellung gemäß, durch annähernd latitudinale Furchen je 1 polare und 1 äquatoriale Tochterzelle, deren Bezeichnung dem oben angeführten Prinzip folgt (Textfig. D). So teilt sich z. B. die Zelle $A^{IV\,2}_{-}$ des 16-Zellenstadiums in $A^{V\,21}$, die polar liegt, und $A^{V\,22}$, die äquatorial liegt (Textfig. D). Der Embryo besteht also in diesem Augenblick aus 31 Zellen: 16 in der animalen, 15 ($14 + S^{IV}$) in der vegetativen Keimeshälfte gelegenen.

Erst während der letzten Teilungsphasen der übrigen Blastodermzellen schickt sich die Keimbahnzelle zum V. Teilungsschritt

an, den sie aber erst dann ausführt, wenn alle übrigen Blastomeren des Keimes schon ihre Tochterkerne rekonstruiert haben. Diese Teilung der Keimbahnzelle ist von großer Bedeutung: durch sie wird das Material für die Urentodermzellen von dem Urkeimzellenmaterial, mit dem jenes bisher in der „Stammzelle" vereinigt war, getrennt. In Fig. 15, einem Sagittalschnitt durch den Embryo, ist die Spindel der sich teilenden Keimbahnzelle in Metaphase ausgebildet. Die Körnchen sind hier stets nur um den einen Pol gelagert; dieser entspricht der Urkeimzelle Kz^V, der körnchenfreie Pol der Urentodermzelle En^V. Letzterer und ihren Abkömmlingen habe ich in den Abbildungen einen gelben Farbton gegeben. Die Spindel ist immer gegen den Pol gerichtet, entsprechend der Wanderungsrichtung der Keimbahnzelle, und die Teilung geschieht in der Weise, daß die entstehende Urkeimzelle dem Pole näher liegt als die Urentodermzelle (Textfig. D).

So schließt der V. Teilungsschritt ab mit einem 32-Zellenstadium, in dem die Sonderung der Urkeimzelle vom somatischen Material vollzogen ist. Die 16-Zellen der animalen Keimeshälfte: $a^{V\underline{11}}$, $a^{V\underline{12}}$, $a^{V\underline{21}}$, $a^{V\underline{22}}$, $b^{V\underline{11}}$, ... bis $d^{V\underline{22}}$ liefern das „primäre" Ectoderm. Die 14 vegetativen Blastomeren sind um Urentoderm- und Urkeimzelle in 2 Ringen angeordnet; der äußere Ring — die Zellen $A^{V\underline{12}}$, ... bis $D^{V\underline{22}}$ — liefert „sekundäres" Ectoderm, der innere besteht aus 7 Meso-Ectodermzellen: $A^{V\underline{11}}$, ... bis $D^{V\underline{21}}$, und läßt Mesoderm und Ectoderm aus sich hervorgehen. Meso-Ectodermzellen sind in meinen Abbildungen grau, Mesodermzellen rot getönt. In Abbildungen, wo die Grenze zwischen animaler und vegetativer Keimeshälfte undeutlich ist, wie z. B in Fig. 15 und 18, sind alle Blastomeren mit Ausnahme der Urentoderm- und Urkeimzelle grau getönt. Einen grauen Farbton gab ich auch „sekundären" Ectodermzellen; nur in Fig. 16 u. 17 sind sie zur besseren Unterscheidung mit einer violetten Tönung versehen. Späterhin unterschied ich nicht mehr zwischen „primärem" und „sekundärem" Ectoderm, sondern tönte das gesamte Ectodermmaterial grau.

Es ist die Norm, daß, wie oben geschildert, in diesem Stadium 7 sekundäre Ectoderm- und 7 Meso-Ectodermzellen vorhanden sind. Es können aber auch Abweichungen vorkommen, die sich dann im Verlauf der nächsten Teilungsschritte geltend machen. Es kann nämlich vorkommen, daß im *B*-Quadranten nur eine Zelle als Meso-

Ectodermzelle auftritt, während die andere nur noch „sekundäres" Ectoderm enthält. In diesem Falle sind nur 6 Meso-Ectodermzellen vorhanden. Auf der anderen Seite kann im *D*-Quadranten außer D^{V21} auch noch D^{V22} mesodermales Material liefern, so daß die Zahl der Meso-Ectodermzellen sich auf 8 (bzw. 7 nach Ausfall eines *B*-Oktanten) erhöht. Erst bei der Bildung der Mesodermzellen wird jedoch die prospektive Bedeutung der Zellen dieses Stadiums klar. Offenbar ist das Zahlenverhältnis der Meso-Ectodermzellen hier noch nicht festgelegt. Wir werden auf die Erklärung dieser verschiedenen Möglichkeiten später noch zurückkommen müssen.

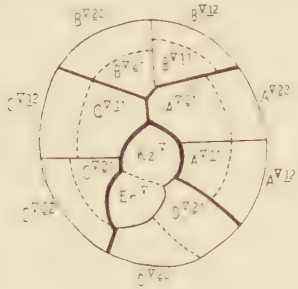


Fig. D.
Schema des Furchungsverlaufes in der vegetativen Keimeshälfte bis zum Stadium $30 + EnV + KzV$.

Fig. E.
Ende des VI. Furchungsschrittes. Teilung der Kranzzellen.

2. Abschnitt.

Bis zur Sonderung der Mesodermringe.

VI. Furchungsschritt (32-62-/63-Zellenstadium).

Es lassen sich jetzt zwei Arten von Phasendifferenz deutlich unterscheiden: einmal die polare Phasendifferenz, die vom animalen zum vegetativen Pol (innerhalb der Meridiane) ansteigt, und dann im Umkreis des vegetativen Pols die Differenz zwischen Zellen verschiedener prospektiver Bedeutung. Das Zusammenwirken dieser beiden Unterschiede nimmt dem Furchungsverlauf die Einheitlichkeit, die in den ersten Stadien noch zu beobachten war und sich durch die Gleichzeitigkeit der Teilungen äußerte. Zuerst treten in diesem Teilungsschritt die animalen Blastomeren in Teilung ein, und von diesen gehen wiederum die zunächst dem Pol gelegenen voraus. Man erhält so den Eindruck des Vorfließens einer Teilungswelle vom animalen Pol in meridionaler Richtung zum vegetativen. So ist am animalen Pol die Teilung

dann schon vollendet, wenn die vegetativen Blastomeren gerade damit begonnen haben. Diese Verhältnisse erläutert uns Fig. 16, eine Aufsicht auf den vegetativen Eipol, etwas schief von der Seite des *D*- und *d*-Quadranten aus gesehen. Die animalen Zellen zeigen späte Telophasen, während unter den vegetativen Zellen die am weitesten vorgeschrittenen erst die Äquatorialplatte gebildet haben.

Eine zweite Art der Phasendifferenz hängt mit der prospektiven Bedeutung der verschiedenen vegetativen Quadranten zusammen. Aus dem *D*-Quadranten sind Urentoderm- und Urkeimzelle hervorgegangen. In ihnen wird die Teilungsverzögerung nach dem „Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz" (HAECKER, 1897) immer größer. Wir sehen sie deshalb noch lange in Ruhe bzw. Prophase verharren (Fig. 16). Hinter den übrigen Blastomeren sind jedoch auch die Tochterzellen der Schwesterzelle von S^{IV} zurückgeblieben ($D^{V\underline{21}}$ und $D^{V\underline{22}}$ in Fig. 16). In ihnen treten eben die Chromosomen hervor, wenn die anderen vegetativen Blastomeren schon die Spindel ausgebildet haben.

HAECKER's „Gesetz der zunehmenden Phasendifferenz" gilt nur für En^V und Kz^V, da die Schwesterzellen der Keimbahnzelle die übrigen Blastomeren der vegetativen Kalotte allmählich wieder einholen. Ganz gelingt ihnen dies allerdings noch längere Zeit nicht, da der Phasenunterschied auch auf späten Furchungsstadien noch wahrnehmbar ist.

Die Spindelstellung zeigt in diesem Teilungsschritt keine strenge Regelmäßigkeit mehr. Nur in den Blastomeren, die am vegetativen Pol die Urentoderm- und Urkeimzelle umlagern, ist eine gewisse Gesetzmäßigkeit zu bemerken. Die Spindeln sind gegen den Pol bzw. gegen diese beiden Zellen hin gerichtet, die in der Brechungsfurche nach dem Pol zu rücken (Fig. 16, Textfig. E). Ihre Spindelstellung folgt also diesmal nicht der Perpendikularitätsregel. Sie sollten sich in diesem Teilungsschritt wie die übrigen Blastomeren durch eine meridionale Furche teilen; ihre Teilungsebene verläuft aber äquatorial, wie es auch in der unten folgenden Bezeichnung zum Ausdruck kommt. Alle diese Zellen, die Urentoderm- und Urkeimzelle berühren, wurden im vorhergehenden Teilungsschritt nach dem Pol zu abgeschnürt.

Während dieses Teilungsschrittes wird also die Urkeimzelle und Urentodermzelle von einer Anzahl vegetativer Blastomeren umlagert, deren Zahl durch die Wanderung der Urkeimzelle in der Richtung der Brechungsfurche bestimmt wird. Fig. 16, in der der Äquator

infolge der verschiedenen Phasendifferenzen deutlich hervortritt, erlaubt es, die Natur der angrenzenden Zellen (ich werde sie kurz als „Kranzzellen" bezeichnen) festzustellen. Es sind die Zellen: A^{VI}_{11}, A^{VI}_{21}, B^{VI}_{21}, C^{VI}_{11}, C^{VI}_{21}, D^{VI}_{22}, D^{VI}_{21} (vgl. auch Textfig. E). Am Ende dieser Teilung werden En^V und Kz^V umringt von den polaren Tochterzellen ($A^{VI}_{1}{}^{111}$, $A^{VI}_{2}{}^{211}$, $B^{VI}_{1}{}^{111}$, ... bis $D^{VI}_{2}{}^{211}$) der eben aufgezählten Kranzzellen. Diese stellen nunmehr Urzellen eines Mesodermringes dar, der vollständig um En^V und Kz^V geschlossen ist. Ich gebe im Anschluß an die Terminologie von Kühn (1912, p. 278) den Mesodermzellen nun eine Sonderbezeichnung: wenn sie nur schlechthin gegenüber den anderen Blastomeren gekennzeichnet werden sollen, nenne ich sie M mit Zusetzung des jeweils letzten Teilungsschrittes, also nun M^{VI}. Wird eine bestimmte Zelle des Ringes als solche bezeichnet, so wird M vor ihre gewöhnliche Furchungsformel gesetzt, also z. B. $MA^{VI}_{1}{}^{111}$, $MA^{VI}_{2}{}^{211}$ etc.

Die Zellenzahl dieses Mesodermringes kann nun, wie früher schon angedeutet, zwischen 6 und 8 mit 7 als weitaus häufigster Zahl wechseln. Es zeigt sich also die Zahl der Urzellen des Mesodermringes nicht streng determiniert, und wir müssen überlegen, wie dieses merkwürdige Schwanken der prospektiven Bedeutung einer Organanlage innerhalb eines sonst so streng determinierten Entwicklungsverlaufes zu erklären ist.

Die Mesodermzellen sind in diesem Stadium ausgezeichnet durch ihre Lage in einem einfachen, geschlossenen Ring und unterscheiden sich künftighin von allen übrigen Blastodermzellen durch ein eigentümliches Teilungstempo und eine streng geregelte Teilungsrichtung. Offenbar können nur solche Zellen zu Mesodermzellen werden, die unmittelbar mit der Urentoderm- und Urkeimzelle in Berührung stehen. Das erste Merkmal, woran sie zu erkennen sind, ist somit ihre Lage (Fig. 27—30). In den Quadranten A, B und C können in Berührung mit En^V und Kz^V nur lauter polare Teilstücke der Oktanten A^1, A^2, B^1, B^2, C^1, C^2 kommen. Denn in den polaren Abschnitten dieser Oktanten sind bisher nur äquatoriale Teilungen abgelaufen.

Wenn die Urentoderm- und Urkeimzelle die ganze Ausdehnung der Brechungsfurche einnehmen, so können sämtliche Oktanten in Berührung mit dieser polaren Zellengruppe kommen. Es würden also dann nach der VI. Teilung die polaren Stücke aller dieser Oktanten ($A^{VI}_{1}{}^{111}$, $A^{VI}_{2}{}^{211}$, $B^{VI}_{2}{}^{211}$, $C^{VI}_{1}{}^{111}$, $C^{VI}_{2}{}^{211}$) um Kz^V und En^V gelagert sein. Im D-Quadranten standen beim Beginn der Wanderung

die Zellen $D^{V\,21}$ und $D^{V\,22}$ (Fig. 16 u. Textfig. D) mit der Urentoderm- und Urkeimzelle in Verbindung. Bei der weiteren Verschiebung in der Richtung der Brechungsfurche können nun entweder diese beiden Zellen an der Berührung weiterhin Anteil behalten, oder die eine wird zurückgelassen, während die andere noch an die polare Zellgruppe heranreicht. Im ersteren Falle werden nun 8, im letzteren 7 Kranzzellen vorhanden sein. Entsprechend der Zahl der Kranzzellen müssen sich 8 oder 7 Kranzzellen der nächsten Generation bilden, die dann Mesodermzellen darstellen. Ein Wechsel in der Mesodermzellenzahl kann also nach dem Vorhergehenden zunächst durch die verschiedene Lagerung von $D^{V\,22}$ zustande kommen. Ein weiterer Wechsel jedoch wird dadurch möglich, daß die Urkeimzelle bei ihrer Wanderung offenbar nicht immer beide polaren Zellen der B-Oktanten erreicht. Das möchte man z. B. in dem den Fig. 16 u. 17 zugrunde liegenden Fall vermuten, obschon dort die Zellverschiebung noch nicht ganz zu Ende ist. Die Zellen $A^{V\,11}$, $A^{V\,21}$, $B^{V\,21}$, $C^{V\,11}$, $C^{V\,21}$, $D^{V\,22}$, $D^{V\,21}$ liegen bereits in einem völlig geschlossenen Ring um die Urentoderm- und Urkeimzelle, während $B^{V\,11}$ (Fig. 17) aus dem Kranze ausgeschlossen ist und zwischen den äquatorialwärts abgeschnürten sekundären Ectodermzellen Platz gefunden hat.

Worauf beruht nun die wechselnde Lagerung einmal der Zelle $D^{V\,22}$ und dann der polaren Zelle des einen B-Oktanten? Man kann an Verschiedenheiten denken, die bei der Verschiebung der fertigen Blastomeren gegeneinander zufällig herauskommen. Ursache davon kann aber auch ein Wechsel in der Spindeleinstellung sein, der seinerseits wieder durch die Form der verschieblichen Blastomeren bestimmt wird. In der Zelle $D^{IV\,2}$ (Fig. 14, Textfig. Ca, b) stellt sich die Spindel ein, während die Zelle ihren Platz mit der Urkeimzelle tauscht, und man findet verschiedene Neigungen der Spindelrichtung zur Meridionalen. Davon wird es abhängen, ob die spätere Furche mehr meridional oder mehr latitudinal durchgreift und somit beide Tochterzellen gleichermaßen an einer Berührung mit der Urentoderm- bzw. Urkeimzelle teilhaben oder ob das eine Stück mehr nach dem Äquator abgedrängt wird. Im letzteren Falle würde es leicht sein, daß $D^{V\,22}$ außer Berührung mit der polaren Zellengruppe kommt.

Aber auch im B-Quadranten sind nicht beide Oktanten gleichgünstig für eine Berührung mit der polaren Zellgruppe gestellt. B^{III} stößt an das Ende der Brechungsfurche an, und die IV. Teilungs-

wand trifft meist mehr oder weniger schief verlaufend, nicht unmittelbar auf das Ende der Brechungsfurche auf (Textfig. B), sondern mehr schief auf die Wand des *A*- bzw. *C*-Quadranten. Je nach dem Grade dieser Schiefstellung wird es leicht möglich sein, daß entweder $B^{V\underline{11}}$ (Fig. 17) oder $B^{V\underline{21}}$ (Textfig. E) außer Berührung mit Kz^V und En^V bleibt. Wenn sowohl $B^{V\underline{11}}$ bzw. $B^{V\underline{21}}$ als auch $D^{V\underline{22}}$ nicht mehr an die polare Zellengruppe heranreichen, so müssen 6 Kranzzellen und 6 Mesodermzellen resultieren.

Die Tatsache, daß stets nur dann die polaren Teilstücke der Oktanten zu Mesodermelementen werden und sich durch ihr Teilungstempo alsbald als Zellen gleicher prospektiver Bedeutung erkennen lassen, wenn sie an die Urentoderm- bzw. Urkeimzelle anstoßen, muß zu der Frage Anlaß geben, was nun eigentlich der determinierende Anstoß für ihr späteres Schicksal ist. Man kann entweder annehmen, daß die Lage, die sie durch gewisse Zufälligkeiten erreicht haben, ihnen ihr späteres Schicksal aufzwingt, oder aber daß dieselbe Einwirkung, die sie in diese Lage gebracht hat, auch ihren Charakter bestimmt. Wie wir sehen, ist die Einnahme ihrer Lage in erster Linie durch die Richtung bestimmt, in der sich ihre Mutterzellen bzw. Großmutterzellen geteilt haben.

Könnte die Richtung dieser Teilung nun an sich schon determinierenden Charakter haben? Es scheint dies denkbar im Hinblick auf das, was eine Vergleichung der Determination der Mesodermzellen bei verschiedenen anderen Crustaceen ergeben hat (vgl. Kühn, 1912, p. 308). Wenn wir uns nämlich vorstellen, daß eine polar gelegene Substanzkalotte im ungefurchten Ei vorhanden ist, die nachher auf die Furchungszellen ausgeteilt wird, und daß sie dadurch, daß ihre Substanz in bestimmte Blastomeren hineingelangt, deren Charakter als Mesodermzellen bestimmt, so könnte sehr wohl ein Wechsel der Teilungsrichtung auch ihre verschiedene Ausrüstung mit einer solchen polar gelagerten Substanz bestimmen. Ein Blick auf die schematische Textfig. F zeigt, daß die polaren Stücke der *A*- und *C*-Oktanten, die breit an die Brechungsfurche anstoßen, stets gleichmäßig mit dieser gedachten Substanz versehen sein müssen. Die beiden *B*-Oktanten aber werden bei einem schiefen Verlauf der sie trennenden Furche sehr ungleich dieser Substanz teilhaftig. Ebenso wird auch in der Zelle $D^{lV\underline{2}}$ (Textfig. Ca, b) der Grad der Neigung der Spindel es bestimmen, ob $D^{V\underline{22}}$ noch etwas von der Substanzkalotte mitbekommt oder nicht.

Welche von diesen beiden Möglichkeiten verwirklicht ist, läßt sich

nicht streng entscheiden. Ob nun aber in der Lagebeeinflussung durch die benachbarten Zellen oder in der wechselnden Ausrüstung mit einer bestimmten Substanz der determinierende Faktor für die Kranzzellen liegen mag, jedenfalls haben wir bei der Entstehung der Urmesodermelemente von *Cyclops viridis* einen Übergang von der determinativen Entwicklung zur undeterminativen vor uns. Die Zellen $A^{VI\underline{111}}$, $A^{VI\underline{211}}$, $C^{VI\underline{111}}$, $C^{VI\underline{211}}$, $D^{VI\underline{211}}$ werden stets zu Mesodermzellen. Die Zellen $B^{VI\underline{211}}$ bzw. $B^{VI\underline{111}}$ und die Zelle $D^{VI\underline{222}}$ können zu Mesodermelementen werden, sie können aber auch Hand in Hand mit einer anderen Lagerung im Keim Ectodermzellen darstellen.

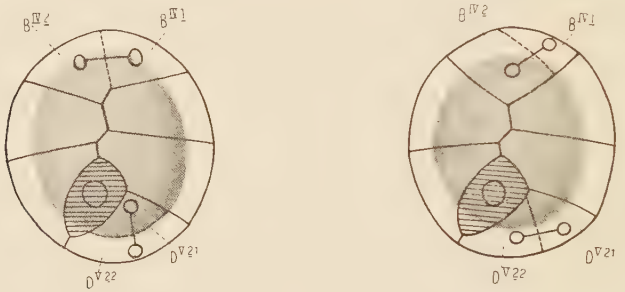


Fig. F.

Schema zur Veranschaulichung der Verteilung einer hypothetischen, polaren Substanzkalotte. Im *B*-Quadrant ist die Spindelstellung während des IV., im $D\underline{^2}$-Oktanten die Spindelstellung während des V. Teilungsschrittes eingetragen. Erklärung im Text.

Noch in anderer Beziehung ist eine doppelte Möglichkeit des Furchungsverlaufes zu erwähnen, die durch einen Vergleich der Figg. 16 u. 18, die beide eine Aufsicht auf den vegetativen Pol des Embryos darstellen, erläutert wird. Man erkennt leicht, daß die gegenseitige Lage der Urentoderm- und Urkeimzelle in beiden Figuren sich wie Bild und Spiegelbild verhält. Das eine Mal (Fig. 16) wandern Kz^V und En^V von rechts her in das Zentrum der Kranzzellen, das andere Mal (Fig. 18) von links her. Diese Tatsache kann nur darin ihren Grund haben, daß die Stammzelle S^{IV} einmal aus der rechten, ein andermal aus der linken Tochterzelle hervorging (vgl. S. 19). Der Teilungsschritt, in dem sich dies entschied, ist also der IV. Für den weiteren Verlauf der Furchung ist die geschilderte Verschiedenheit von keiner wesentlichen Be-

deutung. Denn es ist ja gleichgültig, ob Kz^V und En^V von links her oder von rechts her in den Ring der Kranzzellen eintreten, da sich dieser doch schließt und die beiden Zellen sich schließlich meridional anordnen.

In Fig. 18 ist der Verlauf des Äquators nicht mehr genau zu bezeichnen; ich habe deshalb, wie schon oben angedeutet, die unterschiedliche Tönung der animalen (blauen) und vegetativen (grauen) Ectodermzellen fallen lassen und bezeichne von nun alles Ectoderm mit grauer Farbe.

Während der Teilung der Blastodermzellen haben sich an der Urentodermzelle und an der Urkeimzelle Sphären ausgebildet. Aber die Verzögerung im Teilungstempo hat sich bei diesen beiden Zellen jetzt so gesteigert, daß sie noch in Ruhe sind, wenn in allen übrigen Zellen des Embryos die Teilung schon ganz abgelaufen ist. Somit folgt auf das 32-Zellenstadium ein solches von 62 Zellen, bestehend aus 53 Ectodermzellen, 7 Mesodermzellen, der Urentoderm- und der Urkeimzelle. (Ich nehme hier, wie auch im Folgenden, der Einfachheit halber an, es seien stets 7 Mesodermzellen.)

Allmählich bildet nun die Urentodermzelle auch ihre Spindel aus und tritt in Mitose ein, um den VI. Teilungsschritt nachzuholen (Fig. 19). Sie läßt durch eine meridionale Furche die 2 Urentodermzellen $En^{VI\,1}$ und $En^{VI\,2}$ aus sich hervorgehen. Fig. 20 zeigt die Teilung der Urentodermzelle auf einem Sagittalschnitt.

Die Urkeimzelle läßt auch während dieser Vorgänge keine Veränderung an ihrem Kern erkennen.

So schließt dieser Teilungsschritt ab mit einem 63-Zellenstadium. Im Embryo sind nun die Anlagen aller Keimblätter gesondert: das Ectoderm entspringt aus 53 Zellen, aus den 32 primären Ectodermzellen der animalen Keimeshälfte und 21 sekundären Ectodermzellen der vegetativen Keimeshälfte. Am vegetativen Pol liegt die Urkeimzelle Kz^V und die beiden Urentodermzellen $En^{VI\,1}$ und $En^{VI\,2}$. Das Mesoderm besteht aus 7 Zellen, die zu einem vollständigen Ring um Kz^V, $En^{VI\,1}$ und $En^{VI\,2}$ angeordnet sind.

An dieser Stelle ist es nun möglich, über die Achsenverhältnisse des Embryos etwas Bestimmtes auszusagen. Die Richtung der Sagittalachse fällt zusammen mit der Wanderungsrichtung der Urkeimzelle und Urentodermzelle. Senkrecht darauf stehend verläuft, ebenfalls meridional, die Querachse.

Über das „Vorn“ und „Hinten“ des Keimes läßt sich auch jetzt nicht entscheiden. Es ist sogar zweifelhaft, ob darüber ein Rückschluß vom fertigen Tier zum Ziele führt, da nach der Gastrulation die einzelnen Quadranten nicht mehr zu erkennen sind.

VII. Furchungsschritt (63-116-/123-/125-Zellenstadium).

Die Teilung beginnt wieder am animalen Pol, von dem aus sie in Form einer Welle über die ganze Blastosphaera hinwegläuft. Fig. 21 stellt ein solches Stadium dar. Wir sehen, wie am animalen Pol die Zellen schon in Telophase stehen; je weiter wir uns dem Äquator des Embryos nähern, desto mehr treffen wir Zellen in den Anfangsstadien der Mitose an. Die Zellen um den vegetativen Pol sind noch alle in Ruhe.

Die Spindeln müßten sich nach der Perpendikularitätsregel in diesem Teilungsschritt in meridionalen Ebenen einstellen. Doch tritt eine solche Regelmäßigkeit nur in vereinzelten Fällen auf, da nunmehr die Platzfrage die Spindelstellung vorschreibt.

Die Teilungswelle läuft nicht gleichmäßig über den Embryo hinweg. Sie hat auf einer Seite meist eine größere Geschwindigkeit als auf der anderen und gelangt hier infolgedessen rascher an den Mesodermring. Vermutlich handelt es sich hier um Phasenverschiedenheiten zwischen den Quadranten, wie sie von KÜHN bei *Polyphemus* und von MÜLLER-CALÉ bei *Cypris* beschrieben wurden. Bei *Cyclops viridis* lassen sie sich nicht genauer verfolgen, da in diesen Stadien eine Abgrenzung der Quadranten unmöglich ist.

Sehr deutlich zeigt sich in Fig. 21 die starke Abrundung der Blastomeren während der Teilung. Hand in Hand mit dieser geht eine eigenartige Verlängerung der Zellen um den vegetativen Pol in die Furchungshöhle hinein. Diese Zellen bilden gewissermaßen einen Pfropf, mit dem die Furchungshöhle abgeschlossen ist. Gegenüber den sich teilenden animalen Zellen bleiben sie in festem Zusammenhang; sie erscheinen auch durch den seitlichen Druck jener zusammengepreßt und deformiert. Die Furchungshöhle erhält durch das Einragen jener Zellen, die sie auf der Unterseite fast horizontal begrenzen, die Gestalt einer halben Hohlkugel.

Dieser vegetative Zellenkomplex besteht in diesem Augenblick des Teilungsschrittes aus der Urkeimzelle, den beiden Entodermzellen, den Mesoderm- und einigen benachbarten Ectodermzellen. In Fig. 21 ist er noch ganz in Ruhe. In Fig. 22 und 23 ist die Teilungswelle eben bei den Zellen des Mesodermringes (MA^{VIII},

$MA^{VI\underline{2}11}$, $MB^{VI\underline{1}11}$, ... bis $MD^{VI\underline{2}11}$) angelangt; sie stehen alle mit entsprechend starker Abrundung in Mitose, während die übrigen Blastodermzellen sämtlich in Teilungsruhe sind und mit polygonaler Außenfläche aneinander stoßen. Die Spindeln des Mesodermringes sind gegen den Pol gerichtet, der durch die Urkeimzelle bezeichnet ist; sie stehen also streng meridional. Alle zeigen etwa dasselbe Stadium der Mitose. Der geringe Phasenunterschied, den wir beobachten, rührt vielleicht von der Abkunft der betreffenden Zellen aus verschiedenen Quadranten.

Durch die Teilung des Mesodermringes erhält der Embryo dann 2 Kränze von Mesodermzellen, die die Entodermzellen und die Urkeimzelle einschließen. Der äußere Kranz besteht aus den Zellen: $MA^{VII\underline{1}112}$, $MA^{VII\underline{2}112}$, ... bis $MD^{VII\underline{2}112}$, der innere aus: $MA^{VII\underline{1}111}$, $MA^{VII\underline{2}111}$, ... bis $MD^{VII\underline{2}111}$.

Die Urkeimzelle verharrt noch immer im Ruhestadium (V.).

Am Kern, der die Kerne der anderen Blastomeren an Größe bedeutend überragt, ist noch keine Vorbereitung zu einer Teilung zu beobachten. Dagegen beginnt Kz^V jetzt wieder eine Wanderung; sie gleitet neben den beiden Entodermzellen ins Innere des Embryos. In Fig. 20 u. 21 ist die beginnende Verlagerung schon angedeutet. Die Urkeimzelle hat sich mehr und mehr abgerundet, ihr Kern ist in zentripetaler Richtung von der Peripherie in das Zellinnere gelangt. An dem der Wanderung vorangehenden Ende ist die Zelle etwas zugespitzt, wohl zur Hervorbringung einer Keilwirkung, durch die sich Kz^V den Weg bahnen muß. Durch diese Veränderung sind die benachbarten Entodermzellen eingebuchtet. Eine folgende Phase dieses Vorganges ist in Fig. 22 wiedergegeben. Die Urkeimzelle stößt noch an die Oberfläche des Embryos. Aber ihr Kern liegt schon auffallend weit von der Peripherie entfernt; die Hauptmasse der Zelle ist schon nach innen verschoben, was aber auf diesem Schnitt nicht zu sehen ist. Dasselbe demonstriert auch Fig. 23. Der Zellkern ist eben noch angeschnitten, er liegt also wesentlich tiefer als die Kerne der übrigen Zellen.

Die Sagittalebene des Embryos ist in diesem Stadium noch deutlich zu erkennen. Sie verläuft in der Richtung, in der die Entodermzellen und die Urkeimzelle hintereinander liegen. Mit der gänzlichen Verlagerung der letzteren ins Innere wird dann aber die Bestimmung ihrer Richtung unmöglich.

Nachdem der VII. Furchungsschritt auch im Mesodermring abgelaufen ist, besteht nun der Embryo aus insgesamt 123 Zellen.

die sich folgendermaßen verteilen: 106 Ectodermzellen, 14 Mesodermzellen, in 2 Kränzen zu je 7 angeordnet um die 2 Entodermzellen (En^{VI}) und die Urkeimzelle (Kz^{V}). Inzwischen haben sich die beiden Entodermzellen auch zur Teilung vorbereitet. Durch die zunehmenden Phasendifferenzen lassen sich immer weniger einheitliche Teilungsschritte als Ganzes voneinander abgrenzen. Häufig setzt am animalen Pol schon der VIII. Teilungsschritt des Blastoderms ein, wenn die beiden Entodermzellen erst in die VII. Teilung eintreten. In anderen Fällen schließen die Entodermzellen den VII. Teilungsschritt schon ab, bevor der folgende am entgegengesetzten Pol einsetzt. Die Spindeln der Entodermzellen stehen etwa in der Richtung der Sagittalachse des Embryos (Fig. 24), also meridional, folgend der Perpendikularitätsregel, da im vorhergehenden Teilungsschritt 2 nebeneinander liegende Blastomeren entstanden. Nachdem die latitudinalen Wände durchgeschnitten haben, sind die Anlagen des Entoderms nun also auf 4 Zellen ($En^{VII\underline{11}}$, $En^{VII\underline{12}}$, $En^{VII\underline{21}}$, $En^{VII\underline{22}}$) verteilt, der Embryo besteht jetzt aus insgesamt 125 Zellen.

Schon während dieser Vorgänge in den Entodermzellen kann sich auch die Urkeimzelle Kz^{V} vorbereiten, den VI. Teilungsschritt endlich nachzuholen. Sie hat jetzt meist ihre Verlagerung ins Innere des Embryos schon vollendet. Während der Teilung der beiden Entodermzellen ist sie neben diesen in die Tiefe gesunken, wo sie jetzt in dem vegetativen Zellpfropf irgendwo zwischen den inneren Enden der Zellen eingekeilt liegt. Ihren Platz an der Oberfläche des Keimes haben die Tochterzellen der beiden Entodermzellen eingenommen, die, während sie stark abgerundet an der Oberfläche lagen, wohl auch aktiv die Urkeimzelle nach innen gedrängt haben mögen.

Die Teilung der Urkeimzelle geht sehr langsam vor sich, da sich auch das Teilungstempo innerhalb der Mitose bedeutend verzögert hat. Was den Zeitpunkt des Eintritts dieser Teilung anbelangt, so bestehen wie bei den Entodermzellen zeitliche Schwankungen. Es ist nicht festgelegt, in welchem Zeitpunkt des VII. oder VIII. Teilungsschrittes der übrigen Blastodermzellen die Urkeimzelle in Mitose eintritt. Vielmehr ist die vollendete Teilung der beiden Entodermzellen in 4 der Zeitpunkt, nach dem erst die Urkeimzelle den VI. Teilungsschritt nachholt. Ich habe in Fig. 25—30 Fälle abgebildet, wo die Mitose der Urkeimzelle in den VIII. Teilungsschritt des Blastoderms fällt; sie werden dort ihre Erklärung finden.

VIII. Furchungsschritt (125-231-/245-/246-Zellenstadium).

Zuerst treten wieder die Zellen um den animalen Pol in die Teilung ein, welche wieder in Form einer Welle über den ganzen Embryo hinwegläuft. Deutlicher als im letzten Furchungsschritt kommt hier das allmähliche Vorfließen der Teilungswelle zum Ausdruck. Der Unterschied im Teilungstempo ist so groß geworden, daß man immer nur eine schmale Breitenzone von Zellen gleichzeitig in Mitose trifft. Auch das etwas verschiedene Tempo in den verschiedenen Meridianen ist hier wieder zu bemerken.

Bei den beiden Ringen von Mesodermzellen macht die Teilungswelle halt: sie fließt nicht kontinuierlich auf sie über. In Fig. 26 läßt sich deutlich an den großen Kernen der Mesodermzellen erkennen, daß diese gegenüber den ruhenden Zellen jenseits der Mitosenwelle um einen Teilungsschritt zurück sind.

Daß die Teilung der Urkeimzelle zu verschiedenem Zeitpunkt beginnen kann, zeigt uns ein Vergleich der Figg. 25 und 26. Beide stellen dasselbe Stadium dar; auf beiden ist eben die Teilung des Ectoderms vollendet; das Mesoderm ist noch nicht in Mitose. Und trotzdem verhält sich die Urkeimzelle in beiden verschieden. In Fig. 25 sehen wir sie in Prophase. Die Sphären sind ausgebildet und nehmen die Pole des Kernes ein; Chromosomen sind noch nicht gebildet oder beginnen sich eben erst zu differenzieren. In Fig. 26 ist die Urkeimzelle schon in Metaphase. Wichtig ist bei dieser Teilung von Kz^{V} das Auftreten der Körnchen in der ganzen Zelle, nicht nur an einem Pol. Es ist unmöglich, ihre Spindelrichtung genau zu charakterisieren; sie ist, besonders da die Zelle sich zwischen anderen durchdrängte und bedeutende Gestaltsveränderungen erfuhr, von der größten Dimension der Zelle abhängig.

Nachdem eine gewisse Zeit seit Beendigung der Ectodermteilungen abgelaufen ist, beginnt die Teilung der Mesodermringe. Dabei zeigt sich, daß nun auch eine Phasendifferenz zwischen dem äußeren und inneren Ring besteht. Fig. 27—30 zeigen Stadien, in denen der äußere Mesodermring schon geteilt ist; er besteht aus den Zellen $MA^{VIII\underline{1}1122}$, $MA^{VIII\underline{1}1121}$ etc. Der innere Ring steht eben in Mitose und liefert dadurch die Zellen $MA^{VIII\underline{1}1111}$, $MA^{VIII\underline{1}1112}$ etc. Die Spindelstellung ist diesmal im Gegensatz zu

den 3 vorhergehenden Teilungen streng latitudinal. Die Zellen teilen sich sehr regelmäßig durch meridionale Furchen. Wir beobachten innerhalb des sich teilenden Ringes eine wohlausgeprägte Phasendifferenz, für die bezüglich ihrer Herkunft dasselbe gilt, was ich beim VII. Teilungsschritt vermutungsweise über sie ausgesprochen habe.

In Fig. 27—30 habe ich die oben schon beschriebenen 3 Fälle abgebildet, die zeigen sollen, daß der Mesodermring tatsächlich aus 6, 7 oder 8 Zellen bestehen kann. Fig. 30 stellt den häufigeren Fall mit 7 Mesodermzellen dar. Fig. 28 u. 29 zeigt in 2 aufeinanderfolgenden Schnitten ein Stadium mit 8, Fig. 27 eines mit nur 6 Mesodermzellen. Der äußere Ring ist in allen diesen Figuren schon durchgeteilt, enthält also stets die doppelte Zahl von Zellen.

In den Stadien der Teilung des inneren Mesodermringes findet man die Urkeimzelle noch immer in Mitose. Offenbar fand die Spindeleinstellung schon während der Teilung des Ectoderms statt (Fig. 25) und überdauert nun diese und noch die beider Mesodermringe. Erst nachdem wieder alle anderen Blastomeren zur Ruhe gekommen sind, findet die Teilung von Kz^{V} ihren Abschluß; sie liefert die beiden Urgenitalzellen $Kz^{V/1}$ und $Kz^{V/2}$.

Am Ende dieses letzten Furchungsschrittes besteht der Embryo aus insgesamt 246 Zellen: es sind 212 Ectodermzellen, 28 Mesodermzellen, in 2 Kränzen angeordnet um die 4 Entodermzellen, 2 in der Tiefe liegende Urgenitalzellen.

Wir sind damit am Ende der Furchung angelangt; der nächste Teilungsschritt bringt die Gastrulation mit sich.

II. Gastrulation.

IX. Teilungsschritt (246-458-/462-Zellenstadium).

Im bisherigen Verlauf der Entwicklung hat sich am vegetativen Pol ein Zellenkomplex differenziert, der durch seinen Zusammenhang besonders auffällt: die in die Tiefe gerückten Urgenitalzellen, die über ihnen liegenden Entodermzellen und die beiden Mesodermringe bilden jetzt eine einheitliche Zellenplatte, die sich in ihrer Gesamtheit viel später teilt als die übrigen Blastodermzellen; sie ragt wie ein Pfropf in die Furchungshöhle hinein, wenn über

die Blastulawand eine Teilungswelle gegen den vegetativen Pol heranläuft und dadurch die benachbarten Zellen an die Oberfläche des Keimes treten.

Auch der IX. Teilungsschritt beginnt am animalen Pol und fließt auch wieder in Gestalt einer Welle zum vegetativen Pol vor.

Es teilen sich also zunächst die 212 Ectodermzellen. Während dieser Teilung konnte ich häufig beobachten, wie der vegetative Zellenpfropf etwas über die Oberfläche hervorgedrängt wurde. Wahrscheinlich waren es Spannungsdifferenzen, die diese Verschiebung veranlaßten.

Wenn die Teilungswelle sich dem vegetativen Pol nähert, beginnt nun der vegetative Zellenpfropf in die Tiefe zu sinken (Fig. 31). Dabei wölben sich zunächst auch die ihn umgebenden sekundären Ectodermzellen, die ebenfalls noch vor der IX. Teilung stehen, zu einem Trichter ein. Durch solche Bilder wurde offenbar den älteren Untersuchern eine „Invaginationsgastrula" vorgetäuscht. Die Zellen des sekundären Ectoderms, die hier vom Mesoderm, welches sich noch nicht aus dem Blastodermverbande völlig gelöst hat, mit eingezogen werden, müssen als Zellen des Blastoporusrandes bezeichnet werden.

Zunächst gleitet der innere Mesodermring (M^{VIII_1}) an den Entodermzellen vorbei nach innen und umgibt dort die beiden Urgeschlechtszellen (Fig. 31 u. 32). Ihm folgt der äußere Mesodermring (M^{VIII_2}), der sich dabei an die Entodermzellen anschließt, von denen er vorher durch den ersten Ring getrennt war. Es sinken also insgesamt 28 Mesodermelemente ins Innere ein.

Während dieser Verschiebungen gelangt der Zellenpfropf allmählich ins Innere des Embryos hinein, dessen Furchungshöhle er fast ganz ausfüllt. Fig. 33 u. 34 zeigen uns die Lagerung der Zellen des vegetativen Zellenpfropfes in Querschnitten, deren Verlaufsrichtung in Fig. 31 eingetragen wurde. Der Schnitt von Fig. 33 ist in der Höhe der Urkeimzellen durch den Embryo gegangen und trifft damit den inneren Mesodermring. Fig. 34 zeigt den äußeren Mesodermring und die etwas tiefer liegenden Entodermzellen.

Schon auf dem Weg ins Innere beginnen die 4 Entodermzellen die VIII. Teilung nachzuholen. In Fig. 31 u. 34 sehen wir sie in Prophase stehen. Im weiteren Verlauf gehen sie dann in Metaphase über (Fig. 35 u. 36). Die Richtung ihrer Spindeln entspricht ihrer größten Ausdehnung, ist aber nicht konstant. In dem Querschnitt der Fig. 36 sind alle 4 Entodermzellen getroffen. Zwei von ihnen

stehen in Metaphase, eine noch in Prophase und eine schon in Anaphase.

Die Urgeschlechtszellen liegen meist etwas exzentrisch, weshalb sie auf Querschnitten durch die Entodermgruppe häufig auch zu sehen sind (Fig. 36).

Allmählich beginnt der Verschluß des Blastoporus, der Stelle, an welcher die Urkeimzellen, Entoderm- und Mesodermzellen eingesunken sind. In Fig. 35 haben sich die Ectodermränder schon etwas genähert. Der Zellenpfropf ist nun ganz in das Innere des Embryos verlagert. Die Mesodermzellen haben ihren Konnex mit den Blastoporusrandzellen aufgegeben und sich abgerundet. Sie verharren auch dann noch in Ruhe, wenn die Teilung im Blastoderm schon ganz abgelaufen ist. Die Ectodermzellen des Embryos nehmen nun die Charaktere eines Cylinderepithels an; sie sind langgestreckt und schmal, ihre Kerne liegen an ihrem peripheren Ende.

X. Teilungsschritt.

Die Ectodermzellen führen bereits die X. Teilung aus, bevor sich die verlangsamten Mesodermzellen zur IX. Teilung anschicken. Fig. 37 zeigt, wie die X. Teilungswelle des Blastoderms gerade am Blastoporus anlangt. Die Spindeln stehen in meridionalen Ebenen. Die Blastoporusränder haben sich jetzt schon bedeutend genähert, so daß der Blastoporus nur noch ein enges Rohr darstellt (Fig. 37). In Fig. 38 ist die X. Teilung des Ectoderms abgelaufen. Die Blastoporusrandzellen haben sich aneinander gelegt, und die Oberfläche des Embryos ist nun wieder gegen innen völlig abgeschlossen. Die Zellen, die anfänglich in einem Ectodermtrichter nach innen führten, haben sich nun zu einer soliden Säule zusammengeschlossen.

Auf diesem Stadium ist noch eine Spur von der regelmäßigen Anordnung der Mesodermzellen zu konstatieren. Der Schnitt von Fig. 38 geht etwas schief, weshalb sowohl Entoderm- als auch Urgeschlechtszellen getroffen sind.

Die Entodermzellen sind noch zu erkennen, da sie sich vor den Mesodermzellen durch die Größe ihrer Kerne auszeichnen.

In der Folge sind Entoderm- und Mesodermzellen nicht mehr stets scharf voneinander zu unterscheiden, obwohl der Phasen- und Größenunterschied zwischen ihnen sich auch noch weiterhin beobachten läßt.

Während der nächsten Teilungsschritte rücken die Blastoporusrandzellen allmählich wieder in dasselbe Niveau mit den anderen

Entodermzellen ein. In Fig. 39 ist nur noch eine leichte Einziehung an der Verschlußstelle des Urmundes zu erkennen. Die Mesodermzellen holen jetzt die IX. Teilung nach, wobei sie nicht alle streng dasselbe Mitosestadium einhalten. Aber im ganzen verläuft die Teilung doch noch einheitlich. Von einer Lagerung der Mesodermzellen in einem Ringe ist nun nichts mehr zu bemerken. Sie umhüllen die Entoderm- und Urkeimzellen allseits vollständig.

Die Entfaltung der Organanlagen des Nauplius aus dem Keimblättermaterial habe ich nicht weiter verfolgt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Resultate meiner Untersuchung seien in einem Überblick noch kurz zusammengefaßt:

Die Furchung von *Cyclops viridis* Jurine ist total und adäqual. Schon von der ersten Teilung an ist die „Keimbahn" durch die „Körnchenzelle" gekennzeichnet. Die I. Furche, die meridional verläuft, trennt die „Keimbahnzelle" (S^I) von einer Zelle mit nur somatischem Material ab. S^I enthält Anlagen aller Keimblätter, ihre Schwesterzelle liefert später nur Ectoderm und Mesoderm, ist also eine Meso-Ectodermzelle. Nur an einem Polbezirk der Spindel sind Körnchen wahrzunehmen; aus ihm geht S^I hervor.

Die II. Furche ist ebenfalls meridional, aber senkrecht zur I. Sie liefert das 4-Zellenstadium. Während der Teilung ist eine geringe Phasendifferenz zu bemerken, die aber im Ruhestadium wieder ausgeglichen ist. Nicht nur an einem Spindelpol von S^I treten nun Körnchen auf, sondern an beiden. An dem Polbezirk, aus dem die II. Keimbahnzelle (S^{II}) entsteht, sind sie größer und zahlreicher als am anderen. Da die Spindeln eine kleine Neigung zueinander beobachten lassen, entsteht am vegetativen und animalen Pol je eine Brechungsfurche. Ihre Richtungen stehen aufeinander senkrecht. Von den 4 entstehenden Quadranten enthalten A^{II}, B^{II} und C^{II} Anlagen des Mesoderms und Ectoderms, $D^{II} = S^{II}$ solche aller Keimblätter.

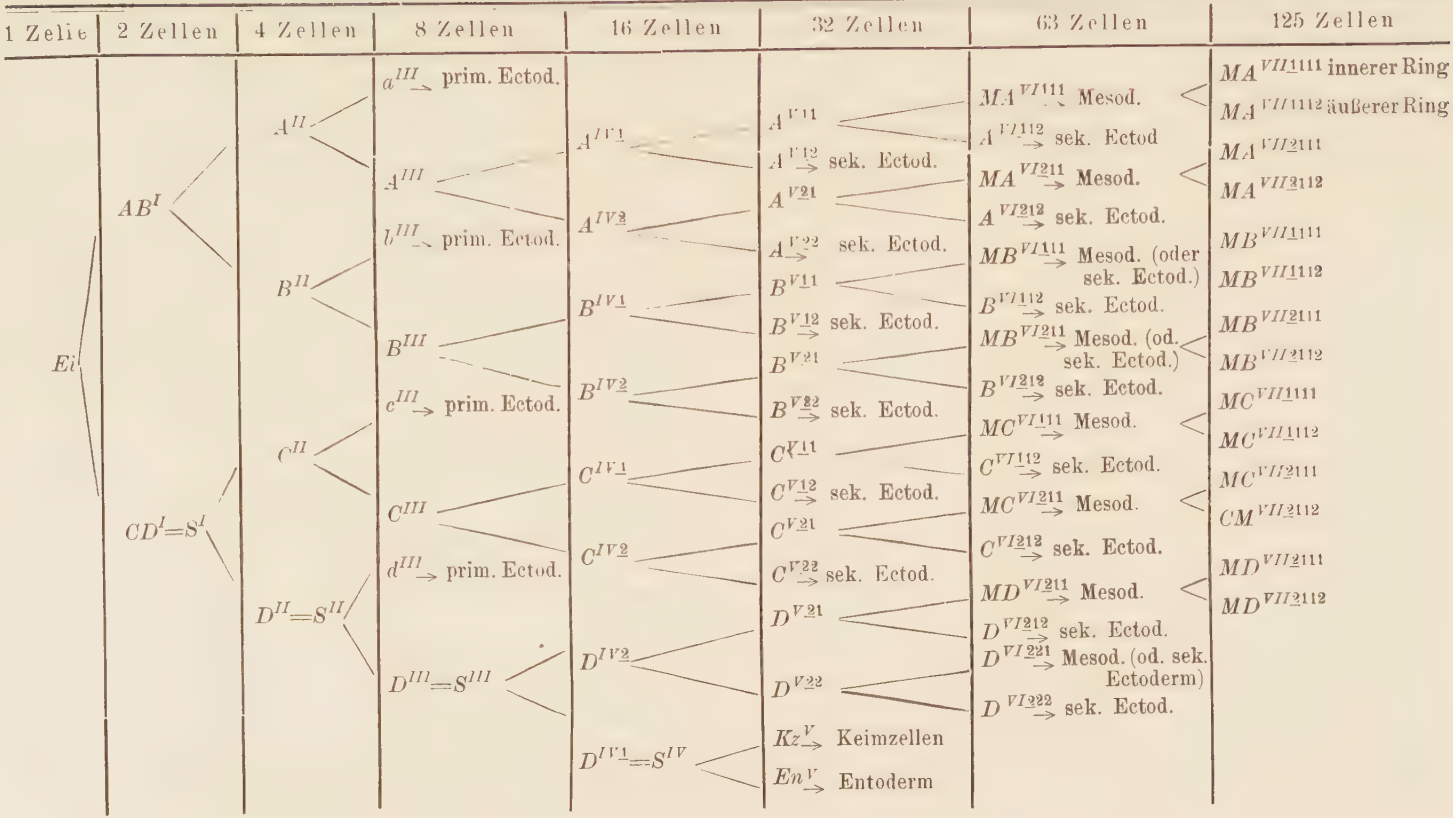
Die III. Furche, die äquatorial verläuft, trennt in dem über dem Äquator gelegenen Keimbezirk „primäres" Ectoderm ab. Er besteht aus den animalen Zellen a^{III}, b^{III}, c^{III}, d^{III}. Die vegetative, später ventrale Keimeshälfte besteht aus den Zellen A^{III}, B^{III}, C^{III}, $D^{III} = S^{III}$. Bei der Teilung von $S^{II} = D^{II}$ ist ebenfalls wieder an beiden Spindelpolen das Körnchenphänomen wahrzunehmen. S^{III} geht aus dem Polbezirk mit größeren und zahlreicheren Körnchen hervor.

Aber nicht nur in S^{II}, sondern auch in ihrer Schwesterzelle C^{II} konnte ich das Phänomen feststellen. Es geht hier aber wieder verloren. Ebenso verschwindet auch die Teilungsverzögerung in C^{II} wieder, die jetzt gleichstark ist wie die von $D^{II} = S^{II}$. A^{III}, B^{III} und C^{III} enthalten nur noch „sekundäres" Ectoderm und Mesoderm, $D^{III} = S^{III}$ liefert die Anlagen für „sekundäres" Ectoderm, Mesoderm, Entoderm und für die Urkeimzellen.

Im IV. Teilungsschritt stehen die Spindeln streng latitudinal, die Furchen schneiden also meridional durch. Diese Teilung (vgl. Zellfolgentabelle, S. 39) trennt nun von der Keimbahnzelle in der Zelle $D^{IV\underline{2}}$ auch noch das Material für das sekundäre Ectoderm und Mesoderm ab, so daß $D^{IV\underline{1}} = S^{IV}$ jetzt nur noch Anlagen des Entoderms und der Urkeimzellen enthält. Wichtig ist, daß bei dieser Sonderung nur noch an einem Pol der Spindel von $D^{III} = S^{III}$ Körnchen auftreten. In ihrer Schwesterzelle d^{III} konnte ich solche nicht mehr beobachten, wohl aber wieder die Teilungsverzögerung. Alle übrigen vegetativen Blastomeren des Embryos ($A^{IV\underline{1}}$, $A^{IV\underline{2}}$, $B^{IV\underline{1}}$, $B^{IV\underline{2}}$, $C^{IV\underline{1}}$, $C^{IV\underline{2}}$, $D^{IV\underline{2}}$) liefern sekundäres Ectoderm und Mesoderm, sind also Meso-Ectodermzellen. Die 8 animalen Zellen des 16-Zellenstadiums sind primäre Ectodermzellen.

Von der V. Teilung an beginnt die Phasendifferenz, die bisher wenig bedeutungsvoll war, stark hervorzutreten und den einheitlichen Rhythmus des Furchungsverlaufes zu stören. Es teilen sich zuerst alle Zellen mit Ausnahme der Keimbahnzelle S^{IV}. So folgt auf das 16-Zellenstadium ein solches von 31 Zellen ($2 \times 15 + S^{IV}$). Da die animale Keimeshälfte seit dem III. Teilungsschritt nur noch aus primärem Ectoderm besteht, will ich nur noch den vegetativen Zellkomplex weiter verfolgen. Die Spindeln der vegetativen Blastomeren stehen mehr oder weniger meridional, infolgedessen resultieren aus dieser Teilung polare und äquatoriale Tochterzellen. Erstere ($A^{V\underline{11}}$, $A^{V\underline{21}}$, ... $D^{V\underline{21}}$) liefern sekundäres Ectoderm und Mesoderm, sind also Meso-Ectodermzellen; letztere ($A^{V\underline{12}}$, $A^{V\underline{22}}$, ... $D^{V\underline{22}}$) lassen nur noch sekundäres Ectoderm aus sich hervorgehen. Die Keimbahnzelle $D^{IV\underline{1}} = S^{IV}$ verharrt in Ruhe, bis die Teilung in allen Blastomeren abgelaufen ist. Während dieser Teilung beginnt eine Zellverschiebung einzutreten, im Verlauf deren S^{IV} vom Äquator weg an den Pol des Embryos verlagert wird. Dadurch kommt die Keimbahnzelle in einen Ring der nun entstandenen polaren Meso-Ectodermzellen zu liegen. Die Zahl dieser Kranzzellen ist verschieden. Anfangs besteht der Ring nur aus 6 Zellen, enthält aber bei weiterer Wanderung

Zellfolgen von *Cyclops*.



von S^{IV} an den Pol des Embryos bis zu 8 Blastomeren. In der Mehrzahl der Fälle waren es 7 Meso-Ectodermzellen. Ein Schwanken in ihrer Zahl kommt durch abweichendes Verhalten der Zellen $D^{V\,22}$ und $B^{V\,11}$ zustande. Je nachdem beide, nur eine oder gar keine von ihnen den Ring mitbilden helfen, schwankt die Zahl der Meso-Ectodermzellen zwischen 8, 7 und 6. Ihre prospektive Bedeutung wird also durch ihre Lage bestimmt. Im Verlauf dieser Zellverschiebung am vegetativen Pol des Keimes holt die Keimbahnzelle die V. Teilung nach, die für ihr weiteres Schicksal von großer Bedeutung ist, da durch sie alles somatische Zellmaterial aus der Keimbahnzelle ausgeschieden wird. Der Körnchenpol der Spindel, der dem Pol des Embryos näher liegt, wird zur Urkeimzelle (Kz^V), der körnchenfreie zur Urentodermzelle (En^V). So resultiert aus der V. Teilung ein Stadium von 32 Zellen, in dem die Phasendifferenz zwischen den Zellen infolge des lange dauernden Ruhestadiums der Kerne scheinbar ausgeglichen ist.

Im VI. Teilungsschritt kann man nun auch die polare Phasendifferenz im Blastoderm beobachten: die animalen Blastomeren teilen sich stets früher als die vegetativen. Die Spindelrichtung ist in dieser Teilung annähernd latitudinal. Eine Ausnahme davon machen die die Urentoderm- und Urkeimzelle umgebenden Meso-Ectodermzellen, indem sie ihre Spindeln streng meridional einstellen. Daraus resultieren dann polare Tochterzellen, Anlagen des Mesoderms, und äquatoriale, die sekundäres Ectoderm liefern. Somit sind nun die Anlagen sämtlicher Keimblätter im Embryo vorhanden: das Ectoderm in Gestalt von „primären" (animalen) und „sekundären" (vegetativen) Ectodermzellen, das Entoderm als Urentodermzelle, einer Tochterzelle der Keimbahnzelle S^{IV}, das Mesoderm in 6—8 Mesodermzellen, und die Urkeimzelle Kz^V als Anlage der Gonaden. Die Mesodermzellen bilden um En^V und Kz^V einen geschlossenen Ring. Wenn im übrigen Blastoderm das Ruhestadium eingetreten ist, tut En^V auch den VI. Teilungsschritt und liefert durch eine meridionale Furche 2 Entodermzellen. Die Sagittalebene des Embryos ist jetzt bezeichnet durch die Richtung dieser Meridionalfurche und die am Pol liegende Urkeimzelle.

Die VII. Teilung beginnt wieder am animalen Pol und fließt in Gestalt einer Welle über den Embryo hinweg zum vegetativen Pol. Die Spindelrichtung ist vorwiegend meridional. Erst nach Ablauf der Teilung im Blastoderm teilt sich auch der Mesodermring und liefert durch ebenfalls äquatoriale Durchfurchung 2 Ringe,

einen polaren (M^1), der die beiden Entodermzellen und die Urkeimzelle direkt umgibt, und einen äquatorialen (M^2), der außerhalb von jenem liegt. Der polare Ring enthält die Zellen MA^{VII_1111}, MA^{VII_2111}, . . . bis MD^{VII_2111}, der äquatoriale MA^{VII_1112}, MA^{VII_2112}, . . . bis MD^{VII_2112}. Nach der Teilung des Mesodermringes beginnen auch die beiden Urentodermzellen den VII. Teilungsschritt zu tun. Meist zieht sich aber der Verlauf desselben, infolge der Steigerung der Teilungsverlangsamung, noch in den nächsten Teilungsschritt des Blastoderms hinein und wird erst dort vollendet. Der Embryo enthält nach dieser Teilung 4 Entodermzellen. Die Urkeimzelle verharrt noch in Ruhe. Aber schon, wenn die beiden Urentodermzellen noch in Ruhe sind, beginnt sie neben diesen in die Tiefe zu gleiten. Im Verlauf der folgenden Stadien sinkt sie ganz in die Furchungshöhle hinein und lagert sich an den inneren Enden der Entodermzellen.

Der VIII. Teilungsschritt läuft im Blastoderm ebenso wie bei der VII. Teilung ganz ab, bevor die vegetative Zellengruppe (Mesoderm-, Entodermzellen und Urkeimzelle) eine Vorbereitung zur Mitose erkennen läßt. Dann teilen sich nach Ablauf jener auch die beiden Mesodermringe. Hier ist zwischen beiden eine nicht geringe Phasendifferenz zu beobachten: der äußere Ring teilt sich viel früher als der innere. Die Spindelrichtung ist wie bei den Blastodermzellen vorwiegend latitudinal. Durch diese Teilung werden die 14 Zellen des Mesoderms auf 28 vermehrt. Es teilt sich also z. B. die Zelle $MA1^{VII_1111}$ des inneren Mesodermringes in MA^{VIII_1111} und MA^{VIII_1112}. Die Urkeimzelle hat schon während der letzten Vorgänge Sphären ausgebildet und ist nun auch in Mitose übergegangen, um die VI. Teilung nachzuholen. Dieselbe geht sehr langsam vor sich, so daß sie oft 2 Teilungsschritte des Ectoderms hindurch andauert. Die Körnchen treten bei dieser Teilung von Kz^V in der ganzen Zelle auf. Ihre Abkömmlinge sind die beiden definitiven Urgeschlechtszellen (Kz^{VI}). Der Embryo besteht nun aus 246 Zellen: 212 Ectodermzellen, 28 Mesodermzellen, in 2 Ringen zu je 14 Zellen angeordnet um 4 Entodermzellen. Unter den letzteren liegen, an die Furchungshöhle angrenzend, die beiden Urgenitalzellen.

Mit dem IX. Teilungsschritt erfolgt die Gastrulation. Während die Teilungswelle zum vegetativen Pol vorfließt, werden die Zellen des vegetativen Poles als zusammenhängender Pfropf ins Innere des Embryos verlagert. Zuerst gleitet der innere Mesodermring (M^{VIII1}) an den Entodermzellen vorbei in die Tiefe und umgibt dann,

ebenfalls als Ring, die beiden Urgenitalzellen. Seinen Platz an der Oberfläche nimmt der 2. Mesodermring (M^{VIII^2}) ein, der jetzt die Entodermzellen direkt berührt und mit ihnen zusammen einsinkt. Die Ränder des Ectoderms schlagen sich nach innen ein und bilden so einen trichterförmigen Blastoporus. In der Einwanderung begriffen, machen die Entodermzellen die VIII. Teilung durch.

Während des X. Teilungsschrittes des Blastoderms schließt sich der Blastoporus, und die eingezogenen Zellen seines Randes wandern wieder ins Blastoderm zurück. Nach der X. Teilung der Ectodermzellen holen die Mesodermelemente die IX. Teilung nach. Trotz einer geringen Phasendifferenz teilen sie sich den übrigen Embryonalzellen gegenüber doch ziemlich gleichzeitig miteinander. Die Entodermzellen sind noch weiterhin an der Größe ihrer Kerne und an dem Phasenunterschied von den sie allseits umgebenden Mesodermzellen zu unterscheiden. Die beiden Urgenitalzellen heben sich dauernd durch ihre besonders großen Kerne und die Beschaffenheit ihres Plasmas von allen übrigen Zellen ab.

Vergleichende Betrachtungen.

A. Die bisherigen Ergebnisse über die Zellfolge der Copepoden.

Da bisher Untersuchungen über die ganze Zellfolge der Copepoden überhaupt nicht vorlagen, ist lediglich ein Vergleich der *Cyclops*-Entwicklung mit einzelnen Abschnitten der bisher beschriebenen Entwicklungsgänge möglich. Zum Teil kann dieser Vergleich an eine einzelne Folge von Zellen anknüpfen, die aus der Reihe der anderen Furchungszellen heraus besondere Beachtung fand: Für eine Anzahl von Cyclopiden und anderen freilebenden Copepoden ist der Verlauf der Keimbahn genau untersucht und damit auch die Herkunft gewisser anderer wichtiger Zellen klargestellt, die mit der Urkeimzelle demselben primären Quadranten entstammen. Andrerseits zeigen Bilder später Furchungsstadien, die frühere Autoren gegeben haben, in der Lagerung der Zellen eine so große Übereinstimmung mit gewissen Stadien von *Cyclops*, daß man wagen kann, sie auf Grund der nun genauer bekannten Entwicklung dieses Copepoden zu deuten.

Es kann nicht Zweck dieser Arbeit sein, die bisherigen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Copepoden ausführlich zu referieren. Es sollen vielmehr nur kurz die Punkte hervor-

gehoben werden, die einen Vergleich der bisher untersuchten Formen zulassen, Punkte, die teils auf allgemeinere grundsätzliche Übereinstimmungen schließen lassen, teils auch Unterschiede zwischen verschiedenen Formen ergeben. Dabei soll nacheinander behandelt werden, was sich über das Keimbahnproblem, über die Herkunft des Entoderms und Mesoderms bei den Copepoden aussagen läßt.

1. Der allgemeine Furchungsverlauf.

Bei sämtlichen bisher untersuchten Copepoden, freilebenden wie parasitischen, scheint eine ausgesprochen determinative Entwicklung vorzukommen. Stets heben sich schon in frühen Furchungsstadien gewisse Zellen heraus, die den Keimblättern den Ursprung geben.

Die Furchung selbst verläuft im allgemeinen total und meist auch adäqual. Nur bei den parasitischen Formen kommen auch andere Furchungstypen vor: während sich einige von diesen (*Chondracanthus*) total und adäqual furchen, geht bei anderen (*Notopterophorus*, *Enteropsis*) die anfänglich totale Furchung später in eine superfizielle über. Einen totalen, inäqualen Furchungstypus finden wir schließlich bei der Gattung *Lernaea*.

2. Das Keimbahnproblem.

a) Die Zellfolge der Keimbahn.

Bezüglich der Zellfolge der Keimbahn stimmen die Süßwassercopepoden ziemlich miteinander überein. Sowohl durch die Untersuchungen von Haecker und Amma als auch durch meine eigenen ließ sich die Keimbahn bis auf die erste Furchungsteilung zurückverfolgen, von der an sich eine Zelle durch eine besondere histologische Differenzierung („Körnchen") und eine immer wachsende Teilungsverlangsamung von den übrigen Blastomeren unterscheidet.

In der I. Teilung scheidet sich die I. Keimbahnzelle (Stammzelle $= CD = S^I$) von einer somatischen Zelle (AB) ab. Im 4-Zellenstadium stellt der D-Quadrant die 2. Etappe der Keimbahn dar ($D^{II} = S^{II}$). Bei dessen weiterer Aufteilung scheidet bei fast sämtlichen Cyclopiden im V. Teilungsschritt das letzte somatische Material in Gestalt einer entodermalen Zelle aus der Keimbahn aus. Vom 32-Zellenstadium an ist also eine gesonderte Ur-

keimzelle vorhanden. Nur bei *Cyclops fuscus var. distinctus* Richard und *C. albidus* Jurine beschreibt Amma, daß schon im IV. Teilungsschritt S^{III} sich in eine Entoderm- und Urkeimzelle teile, wodurch also die Sonderung der Urkeimzelle in das 16-Zellenstadium zurückverlegt würde.

Bei *Notopterophorus* (parasitisch) treten nach Schimkewitsch am Ende der Furchung 2 Genitalzellen gesondert auf. Die Folge von Zellen, die zu ihnen hinführen, ist nicht zu rekonstruieren; doch scheinen sich die beiden Urkeimzellen auch hier in genetischem Zusammenhang mit den Entodermzellen zu sondern, mit denen zusammen sie bei der Gastrulation eingestülpt werden. Ganz abweichend davon verhalten sich die Genitalzellen bei *Lernaea* (Pedaschenko), wo sie nicht mit dem Entoderm, sondern am Blastoporusrande mit den Mesodermelementen zugleich entstehen.

b) Das Körnchenphänomen.

Außer der zunehmenden Teilungsverlangsamung sind besonders die „Körnchen" (Ectosomen) ein wichtiges Hilfsmittel, den Verlauf der Keimbahn festzustellen. Es knüpft sich außerdem auch ein erhebliches theoretisches Interesse an diese Bildungen, die stets in gewissen Stadien der Teilung erscheinen.

Nach Haecker sind die Körnchen an die Keimbahnzelle gebunden und treten in dieser nur an einem Pole auf. In seiner Untersuchung über „die Keimbahn von Cyclops" (1897) ist er zu dem Resultat gekommen, daß die Körnchenzellen die direkten Etappen der Keimbahn darstellen, daß also stets diejenige Tochterzelle, welche die Körnchensphäre erhält, zur Keimbahnzelle der nächsten Generation wird. Später (1903) kam jedoch Haecker zu dem Schluß, daß die Körnchen „nicht der neuen Keimbahnzelle, sondern jeweils ihrer Schwesterzelle als Mitgift überliefert werden, um hier während des Kernruhestadiums der Auflösung anheimzufallen". Er ist also jetzt der Ansicht, daß jeweils die körnchenfreie Tochterzelle zur neuen Keimbahnzelle wird.

Amma (1911) konnte dann nachweisen, daß Haecker's erste Ansicht die richtige war, daß also die neue Körnchenzelle stets vom körnchenführenden Produkt der alten abstamme. Die Ectosomen treten auch nach ihm nur an einem Spindelpol der Keimbahnzelle auf.

Auf Grund meiner Untersuchungen kann auch ich Haecker's erstes Resultat bestätigen. Jedoch treten bei meinem Objekt die

Körnchen vom II. bis zum IV. Teilungsschritt nicht nur an beiden Polen der Keimbahnzelle, sondern auch im Spindelbereich ihrer Schwesterzelle auf. Das Körnchenphänomen verschwindet allerdings in den Schwesterzellen bald wieder.

Über die Natur der Ectosomen bestehen zwei Ansichten. Nach Haecker erfolgt bei jedem Teilungsschritt Neubildung und Wiederauflösung der Körnchen. Er neigt zu der Annahme, daß „die Zellen der Keimbahn gegenüber den übrigen Elementen durch das Vorhandensein eines noch in den Vorphasen der Teilung ungelösten Überschusses an nucleolärer Substanz ausgezeichnet seien, daß diese zu Beginn der Mitose aus dem Kernraum auswandere und sich an einer Sphäre in die Körnchen umwandle".

Im Gegensatz dazu ist nach Amma die Bildung der Ectosomen nicht morphologisch auf Kernsubstanzen zurückzuführen. Er hält die Körnchen für „Abscheidungen, Endprodukte des Kern-Zelle-Stoffwechsels", denen keine weiteren Funktionen mehr zukommen, und die deshalb aufgelöst werden. Bezüglich der Beschränkung der Körnchen auf einen Spindelpol macht Haecker die verschiedene Wirkungskraft der Zentren, Amma ein vom übrigen Eiplasma qualitativ verschiedenes Körnchenplasma verantwortlich. Dieses stelle die organbildende Substanz für die Geschlechtszellen dar und werde in ganz gesetzmäßiger Weise innerhalb der Keimbahn auf die beiden Urgeschlechtszellen übertragen, wobei als sichtbares Zeichen die Ectosomen abgeschieden werden.

Das von mir beschriebene Auftreten der Körnchen in den Schwesterzellen der Keimbahnzelle macht Amma's Hypothese hinfällig. Da ich über die Natur dieser Gebilde keine weiteren Untersuchungen angestellt habe, kann ich auf die Frage nach ihrer Bedeutung keine Antwort geben. Doch scheinen sie mir in einer wichtigen Beziehung zu der schrittweisen Festlegung der prospektiven Bedeutung der Keimesbezirke zu stehen. Dafür sprechen vor allem folgende Beobachtungen: 1. das Erlöschen der Erscheinung in den aus der Keimbahn ausgeschiedenen Schwesterzellen; 2. die plötzliche Beschränkung der Körnchen in den wichtigen Teilungsschritten IV (Scheidung von Entoderm- und Urkeimzellenmaterial auf der einen, Meso-Ectoderm auf der anderen Seite) und V (Scheidung von Urentoderm- und Urkeimzelle); 3. gleichstarkes Auftreten in der ganzen Zelle bei der Teilung der Urkeimzelle in 2 Genitalzellen (VIII).

3. Herkunft des Entoderms.

Die Mehrzahl der Forscher lassen das Entoderm aus einer zentral am vegetativen Pol gelegenen Anlage, der „Urentodermzelle" hervorgehen. Zuerst beschrieb URBANOWICZ, daß bei Cyclopiden die das Entoderm liefernde vegetative Zelle alsbald nach ihrer Entstehung ins Blastocöl einsinke. Es ist deshalb unsicher, ob dieser Forscher bereits die später von den anderen beschriebene Urentodermzelle gesehen hat oder ob nicht etwa eine Verwechslung mit der Keimzelle vorliegt.

Die späteren Untersuchungen ergaben bei den Cyclopiden und anderen Süßwasser- und marinen Copepoden übereinstimmend das Vorhandensein einer „Urentodermzelle", die mit der Urkeimzelle aus der Keimbahnzelle im V. (nur bei *Cyclops fusc. var. distinctus* und *C. albidus* nach AMMA im IV.) Teilungsschritt hervorgeht. Vor der Gastrulation, die mit dem IX. Teilungsschritt erfolgt, vermehrt sich das Entoderm auf 4 (bei den beiden abweichenden Formen auf 8) Zellen.

Bei parasitischen Copepoden wandern nach SCHIMKEWITSCH 4 Zellenpaare ins Innere des Embryos ein, die die Entodermanlage darstellen. Ihre Herkunft ist nicht bekannt, doch ist es möglich, daß auch sie von einer einzigen Urentodermzelle abstammen.

Nach HAECKER gehören zur Entodermanlage von *Cyclops viridis* außer der „zentralen" („Urentodermzelle"!) noch eine „vordere" und einige „seitliche" Entodermzellen. Er schließt sich darin an GROBBEN an, der bei *Cetochilus septentrionalis* (*Calanus*) beschreibt, daß auf dem 32-Zellenstadium der Embryo außer einer großen, dotterreichen, zentralen Entodermzelle noch eine kleine vordere und 4 mittelgroße seitliche Entodermzellen enthalte, die sich nicht alle zur selben Zeit differenzieren. Aber auch unter diesen verschiedenen Entodermanlagezellen GROBBEN's hebt sich stets eine heraus, die sich mit der Urentodermzelle von *Cyclops* homologisieren läßt: die „zentrale" Entodermzelle.

Für die Cyclopiden wurde in der vorliegenden Untersuchung dargetan, daß die Randzellen nicht Entoderm, wie HAECKER glaubt sondern Mesoderm ergeben. Ebenso ist diese Deutung für *Cetochilus* wahrscheinlich. So werden wir bei der Besprechung der Mesodermfrage auf diese Zellen zurückkommen.

Schwierig ist die Frage nach der Homologie des Entoderms bei *Lernaea* (PEDASCHENKO). Hier enthält das vegetative Macromer

sämtlichen Dotter; während dieser selbst nicht gefurcht wird, läßt das Macromer die Entodermelemente aus sich hervorgehen. Diese Entodermanlage stimmt jedoch nur der Lage nach mit der bei *Cyclops* überein. Ihre Entstehung ist insofern von jener abweichend, als nicht gleichzeitig mit der Entodermzelle eine Urkeimzelle entsteht und die Abschnürungsfolge der anderen somatischen Zellen (primäre und sekundäre Ectodermzellen, Meso-Ectodermzellen) sich noch nicht klar homologisieren läßt.

4. Die Herkunft des Mesoderms.

Nach den älteren Befunden Haecker's sollte sich die Urkeimzelle vor der Gastrulation noch einmal teilen und einer Urmesodermzelle (*B*-Zelle) den Ursprung geben, die im Blastoderm verbleibt, während die Urkeimzelle (*A*-Zelle) ins Innere des Embryos einwandert. Aus der *B*-Zelle sollten dann die beiden „primären Urmesodermzellen" entstehen.

Durch Amma's Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß eine solche Teilung, die zu einer „Urmesodermzelle" führen könnte, gar nicht existiert. Woraus aber dieser Autor das Mesoderm herleitet, ist unbekannt.

Ich konnte nun zeigen, daß es sich bei der Entstehung des Mesoderms nicht um eine Urmesodermzelle handelt, sondern daß das mittlere Keimblatt aus den polaren Stücken der vegetativen Oktanten hervorgeht, die die Urentoderm- bzw. Urkeimzelle ringförmig umgeben.

Ähnlich wie Haecker beschreibt auch Grobben eine Urmesodermzelle, die hinter der zentralen Entodermzelle liegt. Wie diese zu deuten ist, ist sehr fraglich. Aber mit großer Wahrscheinlichkeit entsprechen die „vordere" und die „seitlichen" Entodermzellen in Grobben's Darstellung dem Mesodermring bei *Cyclops*. Zu den Gründen, die dafür sprechen, gehört zunächst ihre identische Lage um Urentodermzelle und Urkeim- bzw. Urmesodermzelle. Ferner führen diese fraglichen „Entodermzellen" ähnliche differente Teilungen aus wie der Mesodermring bei *Cyclops*: sie liefern nach dem Pol zu Elemente mit anderer prospektiver Bedeutung als nach dem Äquator zu. Letztere liefern Ectoderm, während erstere mit der zentralen Zelle in die Tiefe sinken.

Übereinstimmend mit den Cyclopiden ist die Herkunft des Mesoderms bei den parasitischen Copepoden. Hier entsteht

es aus den Zellen des Blastoporusrandes, die die Entodermanlagen in einem vollständigen Ringe umgeben.

Ganz allgemein entsteht das Mesoderm bei Copepoden auf Grund der erwähnten Untersuchungen aus den polaren Stücken der vegetativen Quadranten bzw. Oktanten, die sich in einem Bogen um den Entoderm-Quadranten lagern.

Fassen wir die bisherigen Ergebnisse über die Zellfolge der Copepoden kurz zusammen, so finden wir, daß die Entwicklung einer größeren Anzahl von Formen folgendes gemeinsam hat: Einen determinativen Entwicklungsgang, eine Urentodermzelle, die dem *D*-Quadranten entstammt, einen Ring von Mesodermzellen, die aus den polaren Abschnitten der vegetativen Quadranten bzw. Oktanten entstehen, und häufig eine frühe Sonderung der Urkeimzelle, die dann mit der Urentodermzelle aus dem *D*-Quadranten hervorgeht.

Für *Cetochilus* wird statt einer Urkeimzelle in der Nachbarschaft der Entodermzelle eine „Urmesodermzelle" angegeben, die bei anderen Copepoden kein Homologon findet. Es wäre deshalb eine Nachuntersuchung dieses offenbar sehr klaren Objekts wünschenswert.

B. Vergleich mit der Entwicklung anderer Entomostraken.

Durch die Kenntnis der Zellfolge von *Cyclops* rückt die Entwicklungsweise der Copepoden sehr nahe an die anderer Entomostraken heran; insbesondere läßt sie sich sehr gut mit der dotterarmer Cladocereneier und der der Cirripedien vergleichen.

1. Dotterarme Cladocereneier.

(*Polyphemus*, Kühn, 1911 u. 1912; *Moina*, Grobben, 1879).

Bei *Polyphemus* und *Moina* finden wir eine Urentoderm- und Urkeimzelle in gleicher Lage wie bei *Cyclops*. Die Anlage des Mesoderms besteht auch hier aus einem Ring von mehreren Elementen. Unterschiede zwischen diesen *Cladoceren* und *Cyclops* beobachten wir in den Zahlenverhältnissen der Mesodermelemente, Hand in Hand mit Unterschieden in den Teilungsfolgen, die zu diesen Urzellen führen.

Sowohl bei *Polyphemus* als auch bei *Moina* entsteht das Meso-

derm aus den polaren Abschnitten der Oktanten nur der Quadranten *A*, *B*, *C*; der Quadrant *D* geht durch eine latitudinale Furche ganz in der Urentoderm- und Urkeimzelle auf. Im Gegensatz dazu teilt sich ja bei *Cyclops* die Zelle $D^{III} = S^{III}$ noch durch eine meridionale Furche in 2 Oktanten, von denen nur einer ($D^{IV1} = S^{IV}$) das Schicksal des ganzen *D*-Quadranten bei *Polyphemus* und *Moina* hat, während der andere (D^{IV2}) eine Meso-Ectodermzelle darstellt, wie die Oktanten von *A*, *B* und *C*. Diese beiden *Cladoceren* unterscheiden sich also dadurch von *Cyclops viridis*, daß bei ihnen die Sonderung von Urentoderm- und Urkeimzelle in den IV., bei *Cyclops viridis* in den V. Teilungsschritt fällt. Vielleicht nehmen hier *Cyclops fuscus var. distinctus* und *C. albidus* (vgl. Amma) eine vermittelnde Stellung ein.

Weiterhin werden die Mesodermzellen bei *Polyphemus* und *Moina* erst im VII. Teilungsschritt von dem letzten Kranz von sekundären Ectodermzellen gesondert, während bei *Cyclops viridis* mit der VII. Teilung schon 2 Mesodermringe aus dem in der VI. Teilung gesonderten einfachen Ring entstehen.

2. Cirripedien.

(*Lepas*, Bigelow, 1902.)

Hier entsteht wie bei *Polyphemus* und *Moina* ein Mesodermring nur aus den Quadranten *A*, *B* und *C*. Der *D*-Quadrant ist eine große dotterreiche Zelle, die Urentodermzelle, welche die „Urmesodermzelle" abschnürt, die sich vom Ring gesondert hält. Die Zahl der Zellen des Mesodermringes ist weder mit derjenigen des Mesodermringes bei *Polyphemus* und *Moina* noch mit der Zahl der Mesodermzellen bei *Cyclops* übereinstimmend. Während bei jenen Cladoceren der IV. Teilungsschritt die vegetativen Quadranten A^{III}, B^{III} und C^{III} in je zwei gleichwertige Oktanten, also in 6 Meso-Ectodermzellen spaltete, kommen hier, infolge der eigentümlichen Blastomerenlagerung und Spindelstellung nur 3 Tochterzellen weiterhin an den Pol zu liegen und stellen Meso-Ectodermzellen dar. In der nächsten (V.) Teilung schnüren sich dann von zweien von ihnen (von A^{III} und C^{III}) äquatorialwärts sekundäre Ectodermzellen ab, während die dritte (B^{III}) sich durch eine meridionale Wand in 2 Meso-Ectodermzellen teilt. So resultieren hier im 30-Zellenstadium 4 Meso-Ectodermzellen und im VI. Teilungsschritt 4 Mesodermzellen. Der Mesodermring besteht somit bei seiner Differenzierung

bei *Lepas* aus 4, bei *Polyphemus* und *Moina* aus 6, bei *Cyclops* aus 7 (seltener 6 oder 8) Zellen.

Schluſs.

Somit ist allen bisher genauer untersuchten Entomostraken, die sich determinativ entwickeln, gemeinsam: Das Entoderm entstammt aus einem einzigen Quadranten bzw. Oktanten; das Mesoderm entsteht aus den Abschnitten der vegetativen Quadranten bzw. Oktanten, die an den Pol anstoßen, und bildet einen Bogen um die Urentodermzelle (und eine ihr angelagerte Urkeim- bzw. „Urmesodermzelle"), der sich später zu einem Ringe schließt. Die Zahlenverhältnisse des Mesodermringes wechseln mit der Lagerung und Teilungsrichtung der polaren Oktantenabschnitte. Als erheblicher Unterschied erscheint einstweilen noch der Umstand, daß bei einer Anzahl von Formen aus der letzten Stammzelle neben der Urentodermzelle eine Urkeimzelle in polarer Lage entsteht (*Moina*, *Polyphemus*, *Cyclops*), während bei einer Anzahl anderer Formen sich von der Urentodermzelle eine „Urmesodermzelle" äquatorialwärts abschnürt (*Cetochilus*, *Lepas*). Abgesehen von diesen Gegensätzen herrscht in der determinativen Entwicklung der Entomostraken jetzt erhebliche Übereinstimmung.

Freiburg i. Br., Oktober 1913.

Literaturverzeichnis.

Amma, K., 1911, Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden, in: Arch. Zellforschung, Vol. 6.

Bigelow, M. A., 1902, The early development of Lepas. A study of cell-lineage and germ-layers, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 40.

Boveri, Th., 1910b, Die Potenzen der Ascaris-Blastomeren bei abgeänderter Furchung, in: Festschrift R. Hertwig, Vol. 3.

Chambers, R. Jr., 1912, A discussion of Cyclops viridis Jurine, in: Biol. Bull., Vol. 22.

Giesbrecht, W., 1892, Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfs von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 19.

Grobben, C., 1879. Die Entwicklungsgeschichte von Moina rectirostris, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 2.

—, 1881, Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir, ibid., Vol. 3.

Haecker, V., 1892, Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus, in: Zool. Jahrb., Vol. 5, Anat.

—, 1892, Die Kernteilungsvorgänge bei der Mesoderm- und Entodermbildung von Cyclops, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 39.

—, 1895b, Die Vorstadien der Eireifung, ibid., Vol. 45.

—, 1896, Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops, ibid., Vol. 46.

—, 1897, Die Keimbahn von Cyclops, ibid., Vol. 49.

—, 1899, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena.

HAECKER, V., 1901, Über die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees, Freiburg.

KORSCHELT, E. und K. HEIDER, 1903, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena.

KÜHN, A., 1908, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren, Daphnia pulex DE GEER, in: Arch. Zellforsch., Vol. 1.

—, 1911, Über determinierte Entwicklung der Cladoceren, in: Zool. Anz., Vol. 38.

—, 1912, Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommereier von Polyphemus pediculus DE GEER, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat.

MATSCHEK, H., 1909, Zur Kenntnis der Eireifung und Eiablage bei Copepoden, in: Zool. Anz., Vol. 34.

—, 1910, Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 5.

MÜLLER-CALÉ, C., 1913, Über die Entwicklung von Cypris incongruens, in: Zool. Jahrb., Vol. 36, Anat.

PEDASCHENKO, O., 1893, Sur la segmentation de l'œuf et la formation des feuilles embryonnaires chez la Lernaea branchialis, in: Rev. Sc. nat. St. Pétersbourg, Vol. 4.

—, 1899, Embryonalentwicklung und Metamorphose von Lernaea branchialis, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 26.

RÜCKERT, J., 1894, Zur Eireifung bei Copepoden, in: Anat. Hefte, Vol. 4.

SAMASSA, P., 1893, Die Keimblätterentwicklung bei den Cladoceren. I. Moina rectirostris BAIRD; II., in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41.

—, 1897, Die Furchung der Wintereier der Cladoceren, ibid., Vol. 20.

SCHEFFELT, E., 1908, Die Copepoden und Cladoceren des südlichen Schwarzwalds, in: Arch. Hydrobiol., Vol. 4.

SCHIMKEWITSCH, W., 1896, Studien über parasitische Copepoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 61.

—, 1899, Einige Worte über die Entwicklung der parasitischen Copepoden, in: Zool. Anz., Vol. 22.

SCHLEIP, W., 1908, Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetischen und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden, in: Arch. Zellforsch., Vol. 2.

SCHMEIL, O., Deutschlands freilebende Süsswassercopepoden. 1892, 1. Teil: Cyclopidae, in: Bibliotheca zool., Vol. 4. 1893, 2. Teil: Harpacticidae, in: Bibliotheca zool., Vol. 5. 1896, 3. Teil: Centropagidae, in: Bibliotheca zool., Vol. 8.

Urbanowicz, F., 1884, Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclopiden, in: Zool. Anz., Jg. 7.

—, 1886, Contributions à l'embryologie des Copépodes, in: Arch. Slav. Biol., Vol. 1.

Vollmer, C., 1912, Über die Entwicklung der Dauereier der Cladoceren, in: Biol. Ctrbl., Vol. 32.

Wolf, E., 1904, Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Syst.

Woltereck, R., 1898, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64.

Erklärung der Abbildungen.

Die Schnittbilder wurden mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe gezeichnet, und zwar mit hom. Imm. $^1/_{12}$ und Ok. 0 und 2 von ZEISS. Die primären Ectodermzellen sind in den Figg. 12—14, 16, 17 blau, sonst grau getönt; die sekundären ebenfalls grau, mit Ausnahme in den Figg. 16 und 17, wo sie einen violetten Farbton haben. Die Entodermzellen sind stets gelb, die Urkeimzelle und ihre Abkömmlinge und in den Figg. 12, 14 und 15 auch die Keimbahnzelle grün getönt.

Tafel 1.

Fig. 1. Schnitt durch die Ebene der ersten Furchungsspindel.

Fig. 2. Horizontalschnitt durch das 2-Zellenstadium. S^I = erste Keimbahnzelle, mit Körnchenrest.

Fig. 3. Schnitt durch die Ebene der Spindeln des 2-Zellenstadiums. *RK* = Richtungskörper.

Fig. 4—6. Übergang vom 4- zum 8-Zellenstadium. Drei aufeinanderfolgende kombinierte Schnittbilder. Sagittalschnitte.

Fig. 4. Spindel des *A*-Quadranten.

Fig 5. Spindeln der *B*- und *D*-Quadranten. Die Pfeile bezeichnen Lage und Verlauf der Brechungsfurche.

Fig. 6. Spindel des *C*-Quadranten.

Fig. 7 u. 8. Übergang vom 4- zum 8-Zellenstadium, Querschnitte. $D^{II} = S^{II}$ = zweite Keimbahnzelle.

Fig. 7. Ansicht vom animalen Pol.

Fig. 8. Schnitt in der Höhe der unteren Sphären von C^{II} und A^{II}.

Fig. 9—11. Übergang vom 8- zum 16-Zellenstadium. Horizontalschnitte.

Fig. 9. Ansicht des vegetativen Poles. $D^{III} = S^{III}$ = Keimbahnzelle.

Fig. 10. Ansicht des animalen Poles.

Fig. 11. Ansicht des vegetativen Poles. S^{III} ebenfalls in Mitose.

Fig. 12. Ende des IV. Teilungsschrittes. Seitenansicht.

Fig. 13. Folgender Schnitt, sagittal.

Tafel 2.

Fig. 14. Übergang vom 16- zum 31-Zellenstadium. Ansicht des vegetativen Poles. $D^{IV} = S^{IV}$ = Keimbahnzelle.

Fig. 15. Schnitt durch die Ebene der Spindel von S^{IV}. 31-/32-Zellenstadium.

Fig. 16. VI. Teilungsschritt (32-/62-Zellen). *Ae* = Äquator. Seitenansicht. Kz^V = Urkeimzelle, En^V = Urentodermzelle.

Fig. 17. Folgender Sagittalschnitt. $B^{V}{}_{-}^{11}$ zwischen den sek. Ectodermzellen.

Fig. 18. Dasselbe Stadium wie in Fig. 16. Seitenansicht. Spiegelbildliche Lage von Kz^V und En^V zu denen in Fig. 16.

Fig. 19. 62-/63-Zellenstadium. Teilung der Urentodermzelle.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch dasselbe Stadium.

Fig. 21. Sagittalschnitt. VII. Teilungsschritt des Blastoderms.

Fig. 22. Sagittalschnitt. Mesodermzellen in der VII. Teilung begriffen.

Fig. 23. Aufsicht auf den vegetativen Pol. Mesodermring in VII. Teilung. → *Sag* = Sagittalachse.

Fig. 24. Querschnitt. VII. Teilung der beiden Entodermzellen. 2 Mesodermringe.

Fig. 25. VIII. Teilungsschritt des Blastoderms. Querschnitt.

Fig. 26. Dasselbe Stadium. Urkeimzelle schon in VI. Teilung. Querschnitt.

Tafel 3.

Fig. 27. Ansicht des vegetativen Poles. VIII. Teilung des inneren Mesodermringes. 6 Mesodermzellen.

Fig. 28 u. 29. Dasselbe. 8 Mesodermzellen. VI. Teilung von Kz^V.

Fig. 30. Dasselbe. 7 Mesodermzellen.

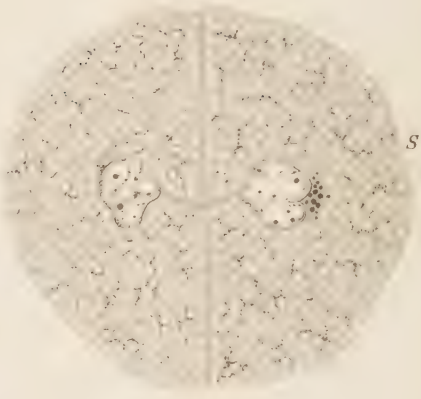
Fig. 31. Gastrulation. Querschnitt. IX. Teilung des Blastoderms.

Fig. 32. Dasselbe. Die beiden Mesodermringe.

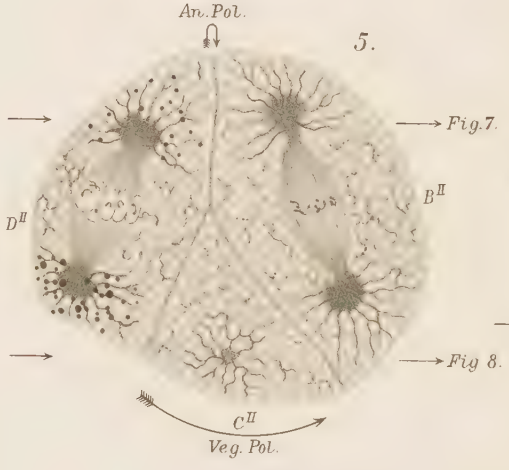
Fig. 33 u. 34. Horizontalschnitte durch dasselbe Stadium.
Fig. 33. Innerer Mesodermring um die beiden Urgenitalzellen.
Fig. 34. Äußerer Mesodermring um die 4 Entodermzellen.
Fig. 35. Querschnitt. VIII. Teilung der Entodermzellen.
Fig. 36. Dasselbe in einem Horizontalschnitt.
Fig. 37. Aufsicht auf den Blastoporus. X. Teilung des Blastoderms.
Fig. 38. Beginnender Schluß des Blastoporus. Schnittrichtung nicht bestimmbar.
Fig. 39. Schnitt. IX. Teilung der Mesodermzellen. Schluß des Blastoporus.

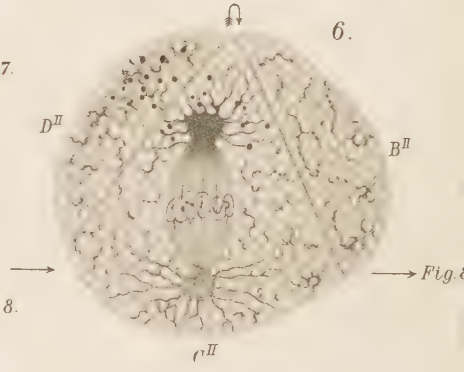
G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

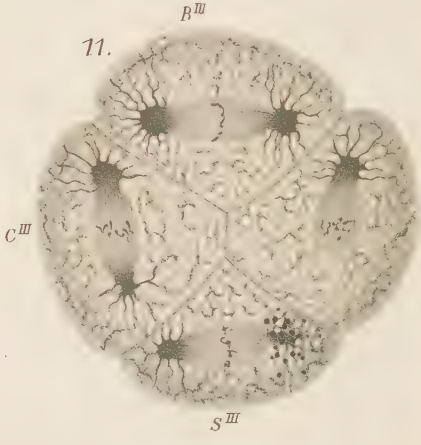
1.



2.

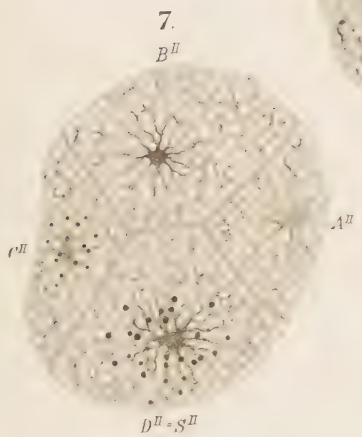


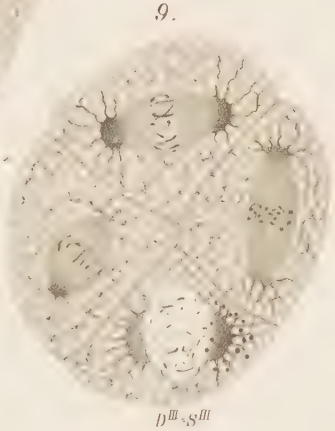


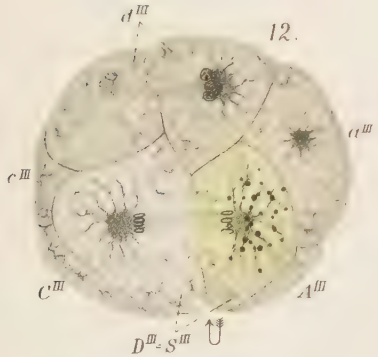


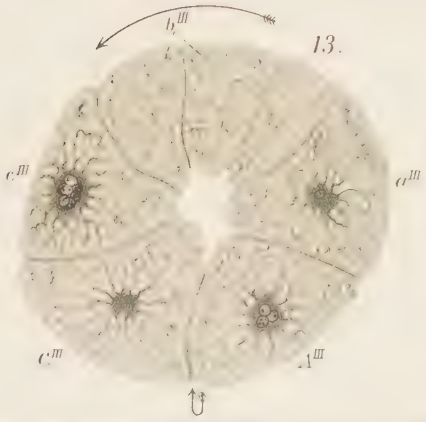
Fuchs gez.

Verlag von G





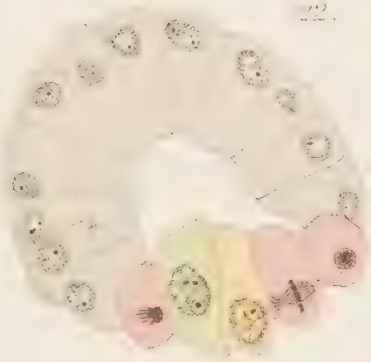


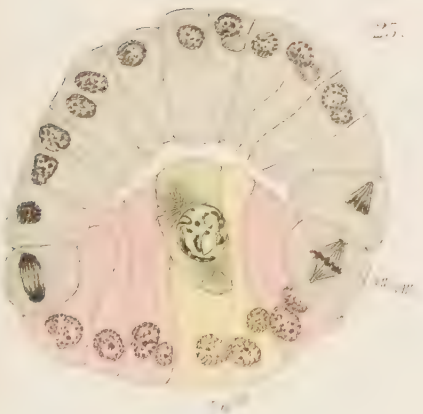


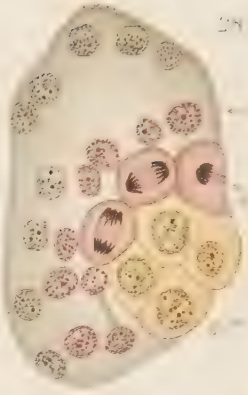
Lith Anst v E. A Funke Leipzig

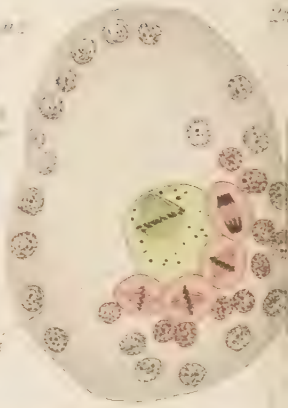
cher in Jena.

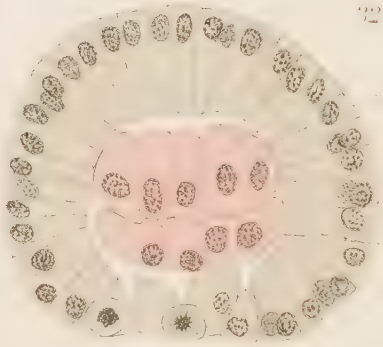
18.
19.
20.
23.
24.

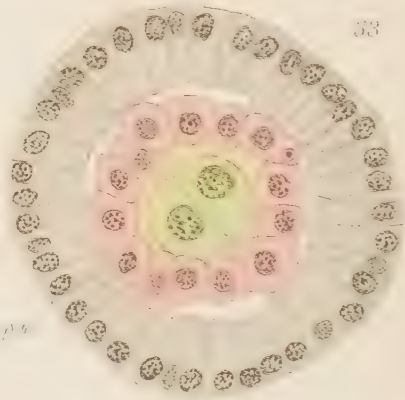


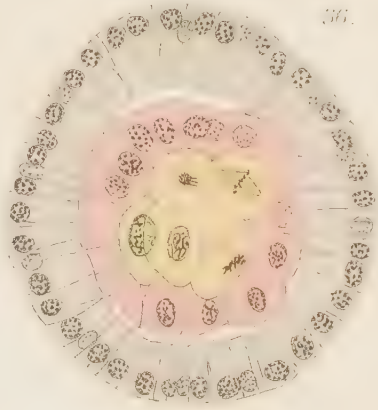


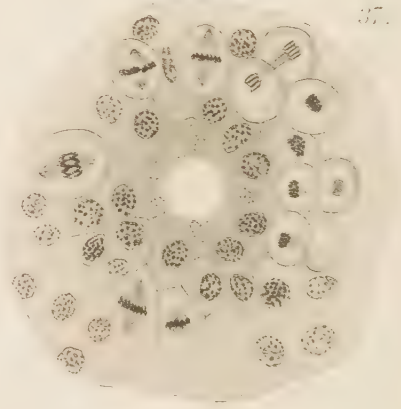






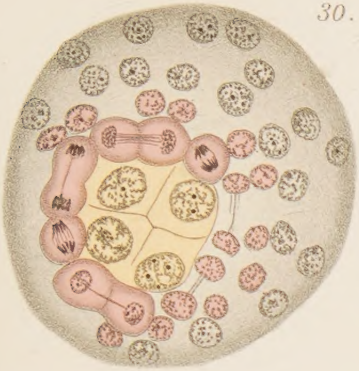




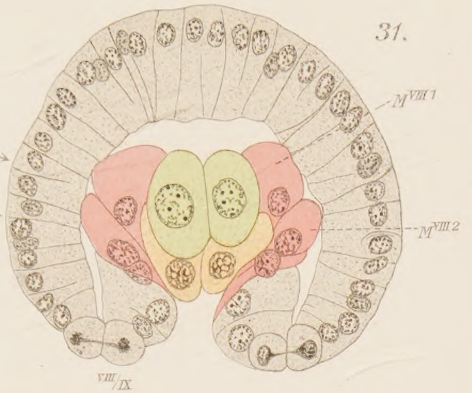


Fuchs gez.

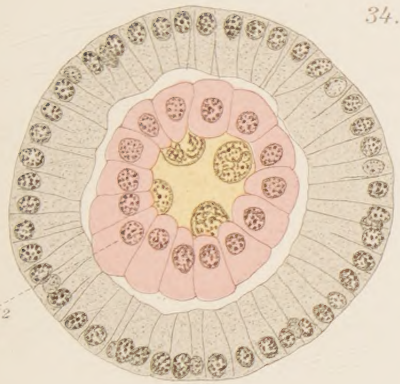
30.



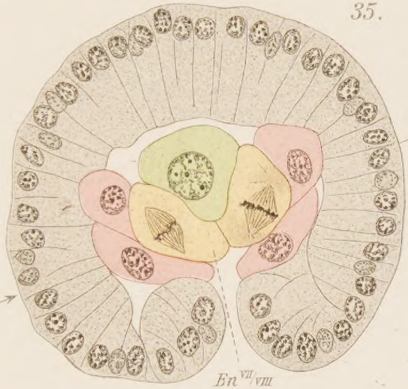
31.



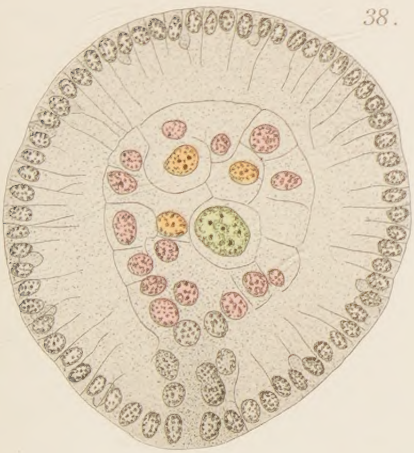
34.



35.



38.



39.

scher in Jena.

Lith Anst v. E. A. Funke Leipzig

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.